

N° d'enregistrement

au C.N.R.S.

AO 5836

THESE DE DOCTORAT D'ETAT ES-SCIENCES NATURELLES

présentée

A LA FACULTE DES SCIENCES DE PARIS

par

Mademoiselle France BODO

pour obtenir

le grade de Docteur Es-Sciences

Sujet de la Thèse

N° d'enregistrement

au C.N.R.S.

DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DES HYDROMEDUSES

Etude histologique et histochimique comparée des stades larvaires

THESE DE DOCTORAT D'ETAT ES-SCIENCES NATURELLES

présentée

Soutenue le :

22/6/1971

A LA FACULTE DES SCIENCES DE PARIS

par

Mademoiselle France BODO

pour obtenir

le grade de Docteur Es-Sciences

Devant la commission d'examen

Messieurs DRACH, Président

WEILL, Examineur

BOUGIS, Examineur

Sujet de la Thèse

N° d'enregistrement

au C.N.R.S.

DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DES HYDROMEDUSES

Etude histologique et histochimique comparée des stades larvaires



N° d'enregistrement  
au C.N.R.S.

THESE DE DOCTORAT D'ETAT ES-SCIENCES NATURELLES

présentée

A LA FACULTE DES SCIENCES DE PARIS

par

Mademoiselle France BODO

pour obtenir

le grade de Docteur Es-Sciences

---

Sujet de la Thèse

DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DES HYDROMEDUSES

Etude histologique et histochimique comparée des stades larvaires

Soutenue le :

Devant la commission d'examen

Messieurs DRACH, Président

WEILL, Examineur

BOUGIS, Examineur



## AVANT-PROPOS

Avant d'exposer ici les résultats de mon travail de recherche, je tiens à remercier tous ceux qui, de diverses manières, ont aidé à sa réalisation.

Je m'adresserai en premier lieu aux membres de mon jury de Thèse :

Monsieur le Professeur DRACH, mon premier maître en Biologie marine, s'est toujours intéressé à la marche de mon travail : je lui dois d'avoir favorisé mes premiers pas dans la recherche lors d'un 3ème cycle d'Océanographie effectué sous sa direction. L'intérêt enthousiaste qu'il continue d'accorder à ses anciens élèves m'a permis de retrouver une part de l'optimisme scientifique nécessaire à l'achèvement de ce travail. Je lui adresse ici, avec mon grand respect, l'expression de ma vive et fidèle reconnaissance.

Monsieur le Professeur WEILL, de l'Université de BORDEAUX, a accepté, il y a très peu de temps, d'assumer la charge, vis à vis du C.N.R.S., de Directeur de Thèse. J'ai été très touchée par son geste, et réellement encouragée par l'intérêt qu'il a bien voulu m'accorder. C'est avec le regret d'avoir si tardivement bénéficié de ses conseils que je le remercie de s'être penché sur une Thèse dont la définition du sujet et la totalité du travail matériel ont été effectués en dehors de sa direction. Je lui adresse ici l'expression de ma respectueuse gratitude jointe à ma grande admiration.

Monsieur le Professeur BOUGIS, a accepté d'être mon "parrain" vis à vis du C.N.R.S., et de siéger dans mon jury de Thèse, ce dont je le remercie vivement ; bien plus encore il m'a initiée à la Planctonologie à laquelle je reste attachée, sinon fidèle. Il n'a cessé, depuis mes débuts, de témoigner de l'intérêt aux divers aspects de mon travail. Il m'a toujours accueillie, avec amabilité et encouragement à la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer. C'est avec une respectueuse cordialité que je désire lui adresser des remerciements très vifs.



C'est Monsieur le Professeur TEISSIER qui a, le premier, attiré mon attention sur les questions de l'embryologie des Hydroméduses. Je lui dois de m'avoir orientée vers ce domaine de recherche passionnant, qu'il avait déjà lui-même abordé, et qu'il affectionne. Il m'a communiqué son sens aigü de la prudence, et de la rigueur nécessaire en matière de recherche biologique. Je n'oublie pas les enseignements et critiques profitables qu'il m'a accordés au cours des nombreuses années passées au Laboratoire de Roscoff. Je lui adresse une grande part de reconnaissance et de respect.

Monsieur le Professeur DELAMARE DEBOUTTEVILLE m'a permis, au moment le plus difficile de ma carrière, un redressement important, aussi bien sur le plan matériel que psychologique en se faisant mon défenseur énergique. Il a accepté pendant un an la responsabilité de mon orientation scientifique, bien que mon sujet de travail ait été bien éloigné de celui de ses élèves, déjà nombreux. Je n'oublie pas son dévouement et son extrême amabilité, qui m'ont beaucoup touchées. Je lui dois d'avoir pu achever avec quiétude un travail que j'avais à coeur de réaliser. Je lui adresse ici des remerciements particulièrement vifs et respectueux.

Une grande place revient, à l'heure des remerciements, à Monsieur le Professeur J. BOUILLON, de l'Université Libre de Bruxelles : il m'a tout d'abord initiée à l'histologie et à l'histochimie, de la manière la plus encourageante. Il m'a toujours réservé, depuis 1964, un accueil chaleureux au sein de son équipe où règne, dans un climat de gaîté, une atmosphère profondément laborieuse. Par son aide constante et amicale, il a su me donner le goût d'une recherche vivante, et m'a permis de bénéficier de sa vaste expérience. Son assistance scientifique généreuse et efficace m'a permis d'aborder clairement les divers aspects de mon travail. Je n'oublie pas l'aide qu'il m'a apportée en acceptant d'observer avec moi de nombreuses préparations microscopiques, en corrigeant minutieusement mon premier manuscrit... Avec beaucoup d'amitié, je lui adresse un remerciement profond.

Monsieur LAUBIER a bien voulu, l'année dernière, m'accepter dans le cadre du Laboratoire de Biologie dont il est responsable au Centre Océanologique de Bretagne. Son aide dynamique m'a été utile moralement autant que matériellement. L'intérêt qu'il a accordé à cette Thèse, ses conseils judicieux



et précis en matière de rédaction, et ses encouragements, m'ont permis de terminer dans les conditions les meilleures. C'est avec mon estime la plus sincère que je lui adresse ici des remerciements parfaitement cordiaux.

Mademoiselle TROCH, secrétaire, et Mademoiselle MARTIN, dessinatrice, ont mis la dernière main à la présentation matérielle de mes résultats, elles l'ont fait avec beaucoup de soin, et je les en remercie très vivement.

C'est enfin, avec un large espoir de collaboration future et beaucoup d'amitié que j'ai la joie de remercier ici tous ceux qui, nombreux, m'ont offert leur concours et leur sympathie, dans les divers lieux de travail où j'ai vécu.



DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DES HYDROMEDUSES

Etude histologique et histochimique comparée des stades larvaires



## SOMMAIRE

---

|                                                                                                                                              |          |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------|
| <u>INTRODUCTION</u> .....                                                                                                                    | p. 1     |
| I - HISTORIQUE .....                                                                                                                         | p. 1     |
| II - SUJET DE TRAVAIL .....                                                                                                                  | p. 4     |
| III - RECOLTE DU MATERIEL .....                                                                                                              | p. 4     |
| IV - TECHNIQUES EMPLOYEES .....                                                                                                              | p. 7     |
| <br><u>CHAPITRE I - PRESENTATION DES ESPECES</u> .....                                                                                       | <br>p.10 |
| I - ATHECATES .....                                                                                                                          | p.11     |
| II - THECATES .....                                                                                                                          | p.17     |
| III - LIMNOMEDUSES .....                                                                                                                     | p.19     |
| IV - TRACHYMEDUSES .....                                                                                                                     | p.20     |
| <br><u>CHAPITRE II - OEUF, SEDIMENTATION ET EBAUCHE LARVAIRE AVANT<br/>                  L'ETABLISSEMENT DE LA STRUCTURE DIDERMIQUE.....</u> | <br>p.21 |
| I - CONNAISSANCES ANTERIEURES .....                                                                                                          | p.21     |
| 1 - Ovogenèse et émission des oeufs .....                                                                                                    | p.21     |
| 2 - Segmentation et ébauche larvaire .....                                                                                                   | p.22     |
| <br>II - OBSERVATIONS PERSONNELLES :.....                                                                                                    | <br>p.24 |
| 1 - Ovogenèse et émission des oeufs .....                                                                                                    | p.24     |
| 2 - Influence de la lumière sur la ponte .....                                                                                               | p.25     |
| 3 - Taille et structure de l'oeuf .....                                                                                                      | p.26     |
| 4 - Segmentation et ébauche larvaire .....                                                                                                   | p.27     |
| <br>III - CONCLUSION .....                                                                                                                   | <br>p.31 |
| <br><u>CHAPITRE III - MECANISME DE LA MISE EN PLACE DE L'ENDOBLASTE<br/>                  ET ETABLISSEMENT DE LA STRUCTURE DIDERMIQUE...</u> | <br>p.33 |
| I - CONNAISSANCES ANTERIEURES .....                                                                                                          | p.33     |
| II - OBSERVATIONS PERSONNELLES .....                                                                                                         | p.34     |
| 1 - Mise en place de l'endoblaste dans les blastules..                                                                                       | p.34     |
| 2 - Mise en place de l'endoblaste dans les morules....                                                                                       | p.42     |
| <br>III - CONCLUSION .....                                                                                                                   | <br>p.43 |



|                                                                                                                                       |      |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| <u>CHAPITRE IV - DIFFERENCIATION CELLULAIRE, STRUCTURE DES LARVES</u><br><u>PLANULES ET ACTINULES, FIXATION ET METAMORPHOSE</u> ..... | p.45 |
| I - CONNAISSANCES ANTERIEURES, GENERALITES .....                                                                                      | p.45 |
| II - OBSERVATIONS PERSONNELLES .....                                                                                                  | p.47 |
| 1 - Arrangement générale des tissus des larves .....                                                                                  | p.48 |
| 2 - Cellules glandulaires ectodermiques .....                                                                                         | p.48 |
| 3 - Autres types de sécrétions glandulaires .....                                                                                     | p.56 |
| 4 - Cellules interstitielles .....                                                                                                    | p.57 |
| 5 - Cnidome .....                                                                                                                     | p.59 |
| 6 - Cellules interstitielles et cnidome .....                                                                                         | p.62 |
| 7 - Rappel de la structure générale des larves .....                                                                                  | p.64 |
| 8 - Fixation et transformation des larves .....                                                                                       | p.66 |
| III - CONCLUSION. ....                                                                                                                | p.70 |
| <u>CONCLUSION GENERALE</u> .....                                                                                                      | p.73 |
| <u>INDEX BIBLIOGRAPHIQUE</u> .....                                                                                                    | p.78 |



## INTRODUCTION

---

### I - HISTORIQUE :

Les premières observations faites sur le développement des coelentérés datent de plus d'un siècle, l'étude du cycle biologique de ces animaux ayant conduit au début du 19ème siècle à la découverte du phénomène d'alternance de deux générations. Dès 1829 SARS reconnaît deux générations chez des méduses acalèphes *Cyanea* et *Aurelia* : à savoir l'existence d'une phase fixée, le scyphistome, formant des méduses libres sexuées. LOVEN, quelques années plus tard (1835) observe que des polypes libèrent des méduses sexuées chez des Hydrozoaires Corynides et Campanulariides.

Parmi les travaux effectués ultérieurement sur le cycle de reproduction sexuée des Cnidaires, celles faites sur les Hydroméduses demeurent très peu nombreuses. La première description d'un cycle de reproduction complet d'Hydraire est due à DUJARDIN (1845) qui, à partir d'oeufs de la méduse *Cladonema*, a obtenu le polype correspondant. L'étude du développement de *Cladonema* sera reprise avec plus de précision par KROHN (1853) qui voit la division de l'oeuf et la formation d'une larve nageuse ciliée qui se transforme en polype après fixation.

C'est cette larve ciliée nageuse que l'on retrouve chez presque tous les Hydrozoaires qui a reçu le nom de "Planula" (DALYELL, 1947).

Pendant toute la deuxième moitié du 19ème siècle vont se succéder une série d'observations confirmant les résultats précédents sur les cycles de reproduction des Hydroméduses. ALLMANN (1871), dans sa belle monographie sur les Gymnoblastiques, fait une mise au point précise de ce qui a été vu par ses prédécesseurs : GOSSE (1853) a découvert l'existence des planules de *Turritopsis nutricula* (alors appelée *Turris neglecta*) et le fait exceptionnel



que celles-ci soient formées dans les parois du manubrium d'où elles ne se libèrent que pour se fixer et s'allonger alors en polype et stolon. GEGENBAUR (1854) décrit le développement de l'oeuf de *Kollikerina* et *Oceania* depuis la segmentation de l'oeuf jusqu'à la formation de la planule et la différenciation du polype et du stolon. WRIGHT (1858) aborde l'étude de *Thaumantias incuspicua* (actuelle *Phialidium hemisphaericum*), enfin, AGASSIZ (1884) constate les mêmes faits dans le développement de *Melicerium campanula* et *Tiaropsis*. Chaque fois on constate que la larve planule se fixe à un substrat pour reformer un polype.

Les premières précisions sur le déroulement interne de l'embryogenèse des Hydroméduses sont données par KOWALESKY (1874) à propos d'*Obelia*. L'auteur décrit la formation après segmentation d'une larve creuse que l'on a appelée ensuite Blastule et qui devient une planule après remplissage de sa cavité. KOWALESKY n'avait pu interpréter convenablement ce phénomène et l'avait décrit comme un apport de "globules graisseux" sécrétés par le blastoderme. Ce n'est que quelques années plus tard en 1882 que MEREJKOWSKY, toujours à propos d'*Obelia* interprétera avec justesse ce processus, montrant qu'il s'agissait d'une migration cellulaire et mettant ainsi en évidence pour la première fois un des aspects du mode de formation de l'endoblaste. A la même époque, (1882) DE VARENNE, dans sa thèse, décrit le développement de l'oeuf de *Podocoryne carnea* (segmentation de l'oeuf, blastule et fixation de celle-ci) ; HAMANN (1882) observe le développement de l'oeuf de *Tiara* (*Leuckartiara* actuelle) et la formation de la blastule creuse qu'il appelle "blastosphaera".

La même année encore CLAUS (1882) publie l'étude du développement de *Aequorea forskalea* (après HACKER, 1852). CLAUS décrit comment un "bouchon de cellules" prend naissance à un pôle de la blastule sphérique et comment celui-ci finit par combler la cavité du blastocoèle constituant ainsi la première ébauche diblastique.

Les observations de CLAUS sont particulièrement intéressantes car cet auteur est le premier à avoir vu les nématoblastes dans la larve et à noter que ces organites apparaissent d'abord dans l'endoblaste pour migrer ensuite dans le feuillet externe.

En 1886 paraissent les travaux de METSCHNIKOFF qui restent les plus importants dans ce domaine. Son très beau traité sur l'embryologie des Hydroméduses demeure une oeuvre fondamentale : outre la description du cycle d'une vingtaine d'espèces et des dessins très précieux, il expose de solides considérations générales. Cependant, il n'envisage aucune espèce du groupe des Athécates



Capités et, surtout, ses descriptions sur la structure des planules sont insuffisantes car une telle étude nécessite le recours des coupes histologiques. Quant aux nématoblastes, METSCHNIKOFF les décrit toujours en place dans l'ectoblaste sans chercher à préciser où ils apparaissent.

A partir de cette époque se font encore quelques études sur le développement embryonnaire des Hydroméduses, études qui s'intéressent avec un peu plus de précision au phénomène interne de la formation de la planule. Ce sont celles de GERD (1892) sur *Bougainvillea superciliaris*, de MURBACH (1895) et de PERKINS (1902) sur *Gonionemus vertens*, de BROOKS et RITTENHOUSE (1907) sur *Turritopsis nutricula* de PAYNE (1926) sur *Craspedacusta*.

KUHN (1913) dans un important article richement illustré sur le développement des Hydrozoaires fait le point des connaissances acquises sans pour cela rien apporter de nouveau. Enfin, DAWYDOFF (1928) dans son traité d'embryologie comparée regroupe les résultats des observations faites sur l'embryogenèse des Invertébrés. Il ressort que chez les Hydroméduses la segmentation de l'oeuf mène à une larve creuse formée d'une seule couche de cellules : la coeloblastule ; que la mise en place de l'endoblaste (plus couramment appelée gastrulation) s'effectue le plus typiquement par migration de cellules dans la cavité blastocoelienne et que la larve didermique obtenue se différencie ensuite en planule ou en actinule. Comme nous le verrons dans ce qui suit, il existe des exceptions et des variantes dans le déroulement de ces phénomènes d'embryogenèse.

Depuis, les travaux sur l'embryogenèse des Hydroméduses sont toujours très épars ; on possède quelques monographies parmi lesquelles celle sur *Limnocyclus tanganycae* (BOUILLON, 1957) et quelques articles comportant peu ou pas d'histologie comme ceux de AURICH et de WERNER (1954, 1955) sur les actinules d'*Hybocodon prolifer*, d'*Ectopleura dumortieri* et de *Margelopsis haeckeli*, ceux de W. et G. KUHL (1969) sur le développement de l'oeuf de *Ectopleura*, ceux de NAUMOV (1957) sur *Staupora mertensis* de KAKYNUMA (1957) sur *Cladonema radiatum*, ceux enfin de BENARD-BOIRARD (1962) sur *Podocoryne carnea*, de NAGAO ZEN (1965) sur *Polyorchis karafutoensis* et de BRINCKMAN (1964) sur *Staurocladia portmani*.

Nous ne relatons ici que les travaux portant sur les Hydroméduses ; ceux concernant l'embryogenèse des formes sans méduse sont de loin plus nombreux et parmi les derniers en date citons celui de LACASSAGNE (1961) sur l'histologie des planules d'une douzaine de Thécates (*Amphisbestia*, *Dynamena*, *Diphasia* etc...) et aussi *Phialidium* (méduse) ; ainsi que le travail de VAN de VYVER (1968) qui



traite de façon approfondie de l'embryogenèse des Athécates à gonophores ; ce travail précis et récent reste pour nous la meilleure référence, et apporte en outre de très nombreuses indications bibliographiques.

## II - SUJET DE TRAVAIL :

Nous voyons donc que toutes les observations faites sur l'embryogenèse des Hydrozoaires à méduses sont éparses et anciennes et que les seuls travaux récents (VAN de VYVER) ne portent que sur les espèces à gonophores, il s'imposait d'entreprendre une étude histologique complète des différents stades de développement des Hydroméduses. Il fallait essayer d'aborder le plus d'espèces possibles pour ensuite comparer les phénomènes observés avec ceux qui se déroulent dans l'embryogenèse des formes à gonophores et faire aussi la comparaison entre groupes systématiques différents.

Les points les plus intéressants qui ont retenu notre attention sont : l'existence chez les méduses d'une larve blastule, (les morules restent exceptionnelles), le mode de mise en place du feuillet interne, le lieu d'origine de la cnidogenèse, la différenciation de cellules glandulaires de types divers.

Nous avons déjà publié trois articles (BODO et BOUILLON, 1968, BODO, 1969, BODO, 1970) portant en tout sur l'histologie du développement de neuf espèces d'Hydroméduses ; ces précédentes observations sont reprises dans le présent travail qui correspond finalement à un essai d'étude histologique et histochimique comparative et approfondie de l'embryogenèse des Hydroméduses, et qui porte sur 20 espèces (voir liste au chapitre II) représentatives des quatre grands groupes d'Hydrozoaires : Anthoméduses, Leptoméduses, Limnoméduses et Trachyméduses

## III - RECOLTE DU MATERIEL :

Les méduses dont il sera question ont été récoltées dans deux régions différentes : en Méditerranée, dans la rade de Villefranche-sur-Mer (Alpes Maritimes) et dans la Manche occidentale à Roscoff (Finistère Nord). Dans le premier cas, les indications relatives au lieu de pêche et aux saisons les plus favorables pour la capture nous ont été données par J. GOY (communications personnelles), dans le second cas nous nous sommes référés aux résultats de nos observations faites en 1962 et 1963 sur le cycle saisonnier du plancton de la région de Roscoff (BODO 1963, 1965).



Ainsi la plupart des pêches ont-elles été faites en avril et mai à Villefranche aux stations de "Passable", "Marinière" et "Sémaphore" (soit les points P, M et S de la carte de J. GOY (1967) et entre mai et octobre à Roscoff, principalement aux stations de "Astan" et de "Basse Plate" (voir carte, fig. 2 ).

Les prises de plancton sont effectuées selon les procédés classiques de pêches planctoniques avec un filet conique de type Trégouboff (TREGOUBOFF, 1957). Le filet qui a été utilisé à Villefranche est celui de type dit "Régent". Le filet employé à Roscoff est un filet de Nylon de 1 mètre de diamètre d'ouverture et de 3 mètres de long et dont le vide de maille est de 0,5 millimètre.

Parmi les espèces étudiées, trois ne sont pas planctoniques et sont récoltées au cours des basses mers sur le rivage. Il s'agit de *Cladonema radiatum*, *Gonionemus vertens*, et *Podocoryne carnea*. Les *Gonionemus* et les *Cladonema* ont une écologie particulière et on les trouve lors des très basses mers de vive eau dans les champs de Laminaires en un point bien précis, à l'Est de l'Ile Callot (Baie de Morlaix). C'est à M. le Professeur TEISSIER que nous devons la connaissance de cette station apparemment unique dans la région (voir chapitre II). Les *Podocoryne*, elles, sont obtenues directement à partir de l'élevage des Hydres : ceux-ci colonisent les coquilles des *Nassarius reticulatus* vivantes qui sont abondantes dans le port de Roscoff et surtout sur la grève de St. Efflamme au lieu dit la "Roche Rouge". Dès qu'elles sont émises par des polypes, les méduses de *Podocoryne* sont mûres et prêtes à pondre ; elles diffèrent en cela de la plupart des autres espèces qui après leur émission demandent des jours ou des semaines de croissance avant de pondre.

Les méduses récoltées sont isolées dans de grands bols où l'eau est renouvelée. Nous avons employé de l'eau filtrée sur filtre millipore à 0,4 et 0,8  $\mu$ . Plusieurs méduses femelles peuvent être mises en présence de quelques individus mâles murs.

Les bols d'élevage sont des bols "Duralux" de 12 cm de diamètre, ils sont placés sur une pailleuse où l'eau circule de façon à maintenir la température à peu près égale à celle de l'eau de mer pendant l'époque correspondante ; cette température varie, à Roscoff, entre 11° C en avril et 18° C en octobre. A Villefranche, les élevages sont gardés en chambre froide à 17° C environ, l'eau de la Rade en avril et mai étant alors à une température située entre 16° C et 19° C.



Dans presque tous les cas, les méduses mûres récoltées dans le plancton pondent très rapidement dès leur changement de milieu. Parfois, cependant, il est nécessaire de les maintenir en élevage jusqu'à ce qu'il y ait maturation des produits sexuels, ceci est surtout le cas pour les espèces qui bourgeonnent et où la reproduction par voie sexuée ne se fait pas avant que le bourgeonnement asexué soit terminé ; c'est le cas de *Hybocodon prolifer*, *Sarsia gemmifera* et *Sarsia prolifera*. Il est, dans ce cas, indispensable de nourrir les méduses pendant plusieurs jours ou semaines : elles se nourrissent très facilement avec de jeunes nauplius d'*Artemia salina*.

Dès que les œufs des méduses sont pondus et commencent à se diviser il faut les isoler des méduses mères et les laisser dans une eau filtrée très propre. A partir de ce moment, il n'est plus obligatoire de changer régulièrement l'eau, ces changements pouvant au contraire le plus souvent "déranger" les larves mais il faut prendre soin surtout de ne jamais laisser trop de larves à la fois dans un même récipient (10 ou 20 par exemple au plus).

#### IV - TECHNIQUES EMPLOYEES :

Les embryons à tous les stades de leur développement, depuis l'œuf jusqu'à la larve planule ou actinule et, lorsque c'est possible, jusqu'au premier polype, ont été fixés pour l'étude microscopique.

Les fixations ont été faites pour la plupart au liquide de BOIN aqueux et quelques fixations ont été faites au glutaraldéhyde à 5% ou au formol neutre à 10% pour les tests histochimiques (les fixations sont toujours faites à froid c'est-à-dire à une température d'environ 4° C).

Les inclusions ont été exécutées à la paraffine (54-56°), mais très souvent, nous avons dû employer pour les très petites pièces (en particulier les larves de *Cladonema* et *Gonionemus*) la double inclusion à la celloïdine-paraffine.

Les coupes ont été réalisées à 5,6 et 7µ sur un microtome REICHERT de type "Om E".



Les diverses techniques de colorations sont résumées ci-dessous : la coloration la plus couramment employée est la trichromique de PRENANT où l'éosine est remplacée par la phloxine. En outre la coloration de GABE (à la fuchsine paralaldéhyde, hématoxéine et picro-indigo-carmin) ainsi que la coloration au bleu alcian à pH 0,3 (après oxydation et surcoloration à l'hémalun et la phloxine) donnent toutes deux de très bonnes préparations pour l'étude topographique des tissus.

La coloration au bleu de Toluidine à pH 9 donne de très bonnes colorations pour la recherche des cellules interstitielles.

Les tests histochimiques effectués sont les suivants et les résultats de ces tests sont consignés dans un tableau (fig. 14).

#### A/ Polysaccharides :

- . Recherche des polysaccharides par le test de HOTSCHKISS MAC MANUS (= P.A.S.) d'après LISON (1960),
- . Mise en évidence du glycogène par le test de HOTSCHKISS MAC MANUS avec contrôle par blocage au dimédon d'après LISON (1960),
- . Recherche des mucopolysaccharides acides par le bleu alcian à pH 2,6 sans oxydation préalable d'après MOWRY (1963) et par le mucicarmin.
- . Mise en évidence des groupements sulfatés par la métachromasie au bleu de Toluidine à pH 4 d'après LISON (1960).

#### B/ Protéines :

- . Méthode de la benzidine tétrazotée (PEARSE, 1960)
- . Mise en évidence des groupements SH et SS par la méthode au D.D.D. ou dihydroxy-diaphtyl-disulfure (LISON, 1960) et par la méthode de BENNETT au R.S.R. ou Red-sulphydril-disulfure (LISON, 1960) ainsi que par la méthode de coloration de CHEVREMCNT et FREDERIC au ferry-cianure ferrique.

N.B. Dans ces trois dernières techniques, on procède en plusieurs temps : mise en évidence de l'ensemble des groupements SH et SS, blocage des SH, puis transformation des SS en SH et coloration de ceux-ci.



C/ Lipides :

- . Coloration par le Luxol fast blue (LISON, 1960 ; MARTOJA, 1967).
- . Par l'Alun de chrome (LISON, 1960).
- . Par la réaction de SCHMORL (au ferrycianure et chlorure ferrique LISON, 1960).
- . Par le bleu de Nil (LISON, 1960),
- . Par le Oil red O (MARTOJA, 1967).

D/ Acides nucléiques :

Test de la mise en évidence de l'ARN par la pyronine selon BRACHET, (PEARSE, 1960).



## PRESENTATION DES ESPECES

---

Nous présentons ci-après la liste des espèces d'Hydroméduses étudiées, soit 20 espèces au total. Sont marqués d'un astérisque les noms de celles dont nous avons obtenu le développement embryonnaire complet, c'est-à-dire jusqu'à la formation du polype.

### . ATHECATES - (ANTHOMEDUSES)

#### - Capitées :

Corynidiées : \**Dipurena ophiogaster* Haeckel

\**Sarsia eximia* Allman

*Sarsia gemmifera* Forbes

*Sarsia prolifera* Forbes

#### Tubulariidiées :

*Ectopleura demortieri* Van Beneden

\**Hybocodon prolifer* L. Agassiz

\**Steenstrupia nitans* M. Sars

#### Cladonematidiées :

*Cladonema radiatum* Dujardin

#### - Filifères :

##### Clavidiées :

\**Thurritopsis nutricula* Mc. Crady

##### Hydractiniidiées :

*Podocoryne carnea* M. Sars

##### Bougainvillidiées :

\**Kollikerina fasciculata* Peron et Lesueur

*Lizzia blondina* Forbes

##### Pandeidiées :

*Leuckartiara octona* Flemming

### . THECATES - (LEPTOMEDUSES)

#### Laodiceidiées :

\**Laodicea undulata* Forbes et Goodell

#### Campanulariidiées :

\**Obelia* sp Peron et Lesueur

\**Phialidium hemisphaericum* (L.)

.../...



Phialellidées :

\**Phialella quadrata* Forbes

Eutimidées :

\**Eutima gegenbauri* Haeckel

• LIMNOPOLYPES-(LIMNOMEDUSES)

Olindiidées :

\**Gonionemus vertens* Agassiz

• TRACHYMEDUSES

Geyrionidées :

*Liriope tetraphylla* Chamisso et Eisenhart

On trouvera ci-dessous les caractéristiques essentielles de chacune des espèces et en particulier celles concernant les conditions de récolte. Nous nous référons à la classification donnée par KRAMP dans le synopsis des méduses du monde qu'il a publié en 1961. Dans cet ouvrage toutes les précisions sur la description des différentes espèces sont fournies. Pour les précisions d'ordre écologique, nous nous référons au beau travail de J. GOY (1967) sur l'inventaire des méduses des environs de Villefranche, à notre travail sur la répartition saisonnière du plancton de la région de Roscoff (1963) et à l'inventaire des Cnidaire publiés en 1965 par la Station Biologique de Roscoff.

I - ATHECATES (ANTHOMEDUSES)

1 - CAPITEES

- Corynidiées : *Dipurena ophiogaster* Haeckel

Cette méduse est très rare à Roscoff ou quelques exemplaires ont été trouvés dans le plancton d'été. C'est à partir du matériel récolté à Villefranche que nous avons donc travaillé. En effet, en mars et avril cette méduse est très abondante dans la rade où J. GOY la classe comme néritique printanière.

C'est une méduse très caractéristique par son très long manubrium où les gonades sont réparties en manchons (jusqu'à six manchons). Malheureusement, cette disposition la rend très fragile aussi faut-il l'isoler très rapidement hors des prises de plancton. *Dipurena ophiogaster* fournit de nombreux oeufs, le développement se fait facilement en élevage.



Le polype de *Dipurena ophiogaster* existe à Roscoff où il a surtout été trouvé sur des cailloux provenant du chenal de l'Île Verte (voir inventaire).

*Sarsia eximia* (Allman)

Cette espèce typiquement côtière et nord-boréale est très courante dans toute la région de Roscoff et surtout autour de la Basse d'Astan à l'entrée de la Baie de Morlaix. Elle est présente dans le plancton de mai à novembre et c'est en été que nous avons toujours fait les meilleures récoltes, comprenant suffisamment d'individus sexuellement mûrs. *Sarsia eximia* est une des méduses les plus résistantes, elle subit sans dommage les manipulations et transvasements, elle se nourrit très facilement, elle peut être maintenue en élevage sans se nécroser et fournit toujours un assez grand nombre d'oeufs. Ceux-ci sont libérés dans le milieu externe avant la fécondation, comme cela se passe chez presque toutes les espèces étudiées, sauf les Tubulariidées et *Turritopsis nutricula*.

Le polype de *Sarsia eximia* ou *Syncoryne eximia* est très abondant partout dans les mêmes parages que la méduse (voir inventaire), on a pu notamment remarquer son intense et rapide prolifération sur des objets immergés (bouées, orins, flotteurs) ; toutes les observations prouvent d'ailleurs une grande activité de reproduction et de colonisation de substrat (DEROUX, communication personnelle).

*Sarsia gemmifera* Forbes

*Sarsia prolifera* Forbes

Ces deux méduses typiquement côtières sont très communes à Roscoff, surtout dans le plancton du chenal de l'Île de Batz ; le maximum de la répartition saisonnière se situe en juillet où le nombre des *Sarsia gemmifera* peut atteindre le quart du nombre total des Hydroméduses du plancton de cette époque (BODD, 1933).

Ces deux espèces se caractérisent par leur intense bourgeonnement pour l'une comme pour l'autre, il faut garder les méduses en élevage jusqu'à ce que le bourgeonnement soit terminé pour qu'il y ait maturation des produits sexuels. On ne trouve pas d'individus sexuellement mûrs dans le plancton ; nous pensons que la reproduction sexuée est à peu près inexistante dans la nature et qu'elle laisse place à la reproduction végétative. D'ailleurs il nous a été très difficile d'obtenir la division des oeufs et la formation des planules chez *Sarsia gemmifera* et, pour *Sarsia prolifera* nous n'avons jamais réussi à obtenir plus que l'émission des oeufs ; ces derniers semblaient se fixer au substrat pour se diviser mais ont toujours dégénéré ensuite.



*Sarsia gemmifera* et *Sarsia prolifera* sont rares en Méditerranée.

Les polypes de ces deux méduses sont connus mais n'ont jamais été obtenus à partir des oeufs de méduses ; PICARD a décrit le polype de *Sarsia gemmifera* et BOUILLON, (communication personnelle), a trouvé le polype de *Sarsia prolifera* sur des cailloux à Roscoff.

• Tubulariées : *Ectopleura dumortieri* Van Beneden

*Ectopleura dumortieri* existe sur toutes les côtes de l'Atlantique Nord, en Manche et en Mer du Nord ; elle ne montre jamais de maximum important ou brutal dans sa répartition saisonnière à Roscoff mais est toujours présente en quelques exemplaires dans les pêches, de mai à novembre ; c'est en août que l'on trouve les spécimens les plus avancés sexuellement. Nous n'avons obtenu que peu de femelles mûres, qui nous ont cependant fourni des oeufs et quelques actinules.

*Ectopleura dumortieri* existe à Villefranche au printemps.

Le polype de cette méduse a été trouvé assez fréquemment sur des coquilles et des cailloux au cours de dragages, au Nord de Batz, aux Triagoz, au Pet-de-fer (voir inventaire) ; et ces faits contrastent avec le faible nombre des méduses trouvées.

*Hybocodon prolifer* L. Agassiz

C'est une des formes les plus originales parmi celles que nous étudions. Espèce nord-boréale par excellence, elle a une large répartition circum-polaire qui s'étend jusqu'à nos latitudes où la méduse se trouve précisément à la limite Sud de son aire de répartition.

Chaque année, on la trouve dans le plancton de janvier à juin ; c'est en mai que l'on récolte le maximum de spécimens, durant une période très limitée qui correspond à la fin de la phase de bourgeonnement asexuée. Une telle répartition saisonnière est exactement superposée à celle que KRAMP (1915) a pu décrire à propos de *Hybocodon* dans le Kattegatt. Elle est en rapport étroit avec la courbe des températures (voir graphique, fig. 1 ) la méduse disparaît brusquement du plancton dès que la température a atteint 12° C.



*Hybocodon* est caractérisé par sa forme dissymétrique et son unique bulbe tentaculaire où se fait un très intense bourgeonnement asexué. Le développement larvaire de cette espèce est, lui aussi, très particulier du fait que l'embryon se développe tout en restant attaché au manubrium jusqu'à ce qu'il soit complètement différencié en actinule.

Le polype de *Hybocodon prolifer* vit dans une éponge *Desmacidon fruticosum*, il a été trouvé souvent dans une région située à 10 milles, au large de Roscoff (voir inventaire).

*Steenstrupia nutans* M. Sars

Cette espèce est très répandue depuis la Norvège jusqu'à la Méditerranée ; elle est présente à tous les stades de sa croissance dans le plancton de notre région de mai à octobre. Cette méduse est émise par le polype *Corymorpha nutans* sous forme de minuscule méduse de moins d'un millimètre de haut et elle atteint la taille de cinq millimètres lorsqu'elle est sexuellement mûre.

Nous n'avons jamais trouvé que quelques rares individus mûrs dans le plancton en août et quelques autres dans les champs de Laminaires de l'Ile Callot, de la même façon que *Gonionemus* et *Cladonema* (voir plus loin). Nous pensons que les méduses mûres ne restent pas dans le plancton mais que, très alourdies par un très gros manubrium qui dépasse de l'ombrelle, elles demeurent près du fond. Le développement embryonnaire de *Steenstrupia* est original puisque la larve se développe à l'abri d'une gangue protectrice, sur un substrat, comme pour l'Hydre d'eau douce (BRIEN, 1965).

*Steenstrupia nutans* existe à Villefranche au début du printemps dans une eau dont la température est alors de 14° C environ.



Le polype de *Corymorpha nutans* a le plus souvent été repéré par des plongeurs dans les sables et graviers des fonds de la Baie de Morlaix ; il semble qu'il ait une répartition très dispersée en eau peu profonde (de 10 à 20 mètres).

. Cladonematidées : *Cladonema radiatum* Dujardin

Quelques très jeunes méduses se trouvent accidentellement dans le plancton, mais *Cladonema* n'est pas une méduse planctonique ; son écologie est particulière : elle est semblable à celle de la Limnoméduse *Gonionemus*. *Cladonema* et *Gonionemus* vivent dans les Laminaires sur le thalle desquelles elles restent de longs moments fixées par leurs tentacules. Nous récoltons ces méduses en une station bien précise de la côte Est de l'Ile Callot, en juillet et en août, lors de très grandes marées basses (voir Introduction). Ce microbiotope est de toute évidence très abritée pour la région. On trouve aussi des *Cladonema* dans les bacs de l'aquarium du laboratoire (voir inventaire).

Les méduses sexuellement mûres sont, chaque année, très nombreuses en été et faciles à récolter, à la main ou à la pipette, dans le peu d'eau qui recouvre encore les Laminaires à marée basse, à condition que les conditions atmosphériques soient très calmes.

*Cladonema* est une méduse très résistante en élevage, elle fournit de nombreux oeufs. Les oeufs sont émis après la tombée du jour, ils se collent au fond des récipients pendant les premières divisions. Il est alors impossible de détacher les jeunes embryons pour les fixations histologiques sans les déchirer, aussi les laissons-nous se coller sur des fragments de lamelles de verre (lamelles pour microscopie) qui sont ensuite fixés : une fois dans le fixateur les embryons se décollent sans dommage de leur support. Nous procédons de la même façon pour tout ce qui est "stade fixé" au cours des développements. Les oeufs sont colorés en orangé ainsi que les larves. A Villefranche *Cladonema* existe dans les herbiers de *Posidonia* du fond de la rade.

*Cladonema* est un polype bien représenté dans les parages de la Baie de Morlaix, on l'a trouvé sur des cailloux, des coquilles et des éponges dragués au Taureau, mais aussi sur les paillasses et dans le vivier du Laboratoire (voir inventaire) ; on sait en outre que ce polype est abondant dans les canalisations d'eau de mer.



## 2 - FILIFERES

### • Clavidiées : *Turritopsis nutricula* Mc. Crady

Cette espèce nord-boréale est très rare dans le plancton de Roscoff, nous n'en avons trouvé, en six années de pêches régulières, que six exemplaires, toujours en septembre. Les méduses femelles de *Turritopsis* ne pondent pas leurs oeufs, ceux-ci se développent sur la méduse et ne sont libérés qu'au stade planules. Parmi les rares exemplaires récoltés, nous avons eu la chance d'avoir quelques femelles porteuses de planules ce qui nous a permis de faire l'étude histologique, complétant ainsi les observations assez rapides faites par BROOKS et RITTENHOUSE (1927). Les oeufs et les planules de *Turritopsis* sont colorés comme les parois du manubrium en rouge vif.

Le polype de *Turritopsis nutricula* existe en colonie rampante sur les coquilles et les cailloux des fonds de la Baie de Morlaix. Il est coloré en rouge.

### • Hydractiniidées : *Podocoryne carnea* M. Sars

*Podocoryne* n'est pas une méduse planctonique ; exceptionnellement elle peut s'y trouver entraînée. Nous avons dit qu'elle était récoltée facilement à partir des polypes qui vivent sur les coquilles des nasses *Nassarius reticulatus* (voir Introduction). *Podocoryne* est une des rares méduses qui ponde presque immédiatement après avoir été émise par le polype ; ce qui facilite l'étude du développement embryonnaire puisqu'il n'est pas nécessaire de les maintenir longtemps en élevage.

On obtient des méduses depuis mai jusqu'en Automne.

### • Bougainvilliidées : *Kollikerina fasciculata* Peron et Lesueur *Lizzia blondina* Forbes

Ces deux méduses n'ont été trouvées qu'exceptionnellement dans le plancton de Roscoff. C'est à Villefranche que nous les avons récoltées en nombre suffisant pour notre étude. *Lizzia blondina* est très courante en mai, sa très petite taille rend difficile le tri parmi les très nombreux individus des pêches planctoniques de printemps. *Kollikerina* est plus rare, nous avons cependant eu quelques femelles qui nous ont fourni un très grand nombre d'oeufs ; de plus cette méduse peut pondre régulièrement pendant plusieurs jours de suite.



• Pandéidés : Leuckartiara octona Flemming

Cette belle méduse peut atteindre 16 millimètres de hauteur, elle est caractérisée par la forme de son ombrelle très haute prolongée par un mucron apical important. Nous en avons trouvé deux exemplaires à Roscoff. C'est à partir de quelques individus récoltés en avril à Villefranche que nous avons obtenu le développement embryonnaire.

Le polype ou *Perigonimus repens* a été trouvé sur des cailloux, (voir inventaire de Roscoff).

## II - THECATES (LEPTOMEDUSES)

• Laoticeidées : Laodicea undulata (Forbes et Goodsir)

Cette méduse néritique est très rare à Roscoff, quelques exemplaires ont seulement été trouvés au point "A" à 10 milles au large (voir carte). C'est à Villefranche que nous avons obtenu de belles récoltes en avril et en mai, plusieurs années consécutives. Cette méduse de grande taille, (jusqu'à 2 cm), lorsqu'elle est mûre, est facile à manipuler et à élever pendant plusieurs jours, elle fournit toujours beaucoup d'oeufs.

• Campanulariidées : Obelia sp. Peron et Lesueur

Le développement de cette méduse a été étudiée au siècle dernier par KOWALESKY, (1874) ; il s'agissait de l'espèce connue alors sous le nom de *Eucope polystyla* Gegenbaur. Les observations ont été reprises par MEREJKOVSKY un peu plus tard (1883), mais cet auteur n'a pas précisé le nom de l'espèce étudiée : on sait seulement que les *Obelia* dont il a suivi le développement provenaient de Naples.

On sait la difficulté, voire l'impossibilité, d'une détermination spécifique des méduses issues de différentes espèces de polypes du genre *Obelia*. RUSSELL(1956) a pu reconnaître parmi les méduses de la Manche, deux types de méduses : "*Obelia nigra*" qui correspondrait aux deux espèces poplypes *O. dichotoma* et *O. geniculata*. A la lumière de ces observations et des données recueillies à Roscoff sur la période de reproduction des diverses espèces d'Hydroïdes du genre *Obelia*, il nous est possible d'accepter la majeure partie des méduses récoltées en été comme appartenant à l'espèce *Obelia longissima*, alors que celles du printemps seraient issues des polypes *Obelia geniculata*.

*Obelia* est une méduse cosmopolite très abondante dans le plancton de la Manche. A Roscoff elle est présente de mars à octobre, sa répartition montre deux maximum : en mars et en août. Les méduses récoltées en août, et attribuées à l'espèce *O. longissima* sont les plus grosses (jusqu'à 5mm de diamètre) leurs oeufs et leurs embryons sont aussi les plus gros ce qui facilite l'étude histologique. Sauf pour la taille



des embryons, le développement embryonnaire est strictement identique chez toutes les *Obelia* que nous avons pu observer.

Il est nécessaire de récolter beaucoup de méduses car chaque femelle pond peu d'oeufs (de l'ordre de la dizaine) et les méduses survivent très mal en élevage.

Le polype d'*Obelia* est très courant dans la région de Roscoff.

### *Phialidium hemisphaericum* (L.)

Les méduses du genre *Phialidium* récoltées à Roscoff, correspondent à l'espèce *Phialidium hemisphaericum* mentionnée par RUSSELL (1953) dans la Manche. Or, les seules études faites sur le développement embryonnaire des méduses de ce genre ont été faites sur des animaux de Méditerranée, d'abord par METSCHNIKOFF (1886) qui étudie à Naples deux espèces du genre (alors connu sous le nom de *Clytia*), *Clytia flavidulum* et *Clytia viridicans*, puis par LACASSAGNE (1961) à Villefranche.

Bien que RUSSELL ramène à la seule espèce *Phialidium hemisphaericum* les deux espèces étudiées par METSCHNIKOFF, nous préférons continuer de les considérer comme deux espèces distinctes et différentes de celles de la Manche. L'état actuel des connaissances à ce sujet, après de nombreuses observations faites à Villefranche par J. GOY et nous-mêmes, montre en effet qu'il existe plusieurs types de méduses que l'on continue à tort de rattacher à une même espèce dite "*hemisphaericum*".

Une remise au point systématique, qui dépasse le cadre de cette étude, s'avère nécessaire. Quoiqu'il en soit, pour le développement embryonnaire qui nous intéresse ici, les différences observées ne jouent que sur la taille des embryons. Précisons encore que, vu leur taille, les oeufs et embryons de *Phialidium hemisphaericum* de Roscoff correspondraient à ceux de l'espèce *Clytia flavidulum* de METSCHNIKOFF.

*Phialidium hemisphaericum* est une des méduses les plus communes dans la Manche ; elle est chaque année très abondante dans le plancton de Roscoff depuis mai jusqu'à novembre ; on en récolte surtout en septembre, où certaines pêches de plancton sont parfois uniquement composées de cette espèce.

Nous avons eu beaucoup d'exemplaires de cette méduse tant à Roscoff qu'à Villefranche où elle est aussi très commune au printemps. Les oeufs sont nombreux, on observe peu de perte, tous se transforment en planules et ceux-ci presque tous en polypes. C'est un matériel de choix

.../...



pour toute étude sur le développement embryonnaire.

Le polype de *Phialidium* ou *Clytia jonhstoni* est très répandu dans la Baie de Morlaix et les parages, souvent avec *Obelia* sur des stipes de Laminaires (voir inventaire).

• Phialellidées : *Phialella quadrata* Forbes

Cette méduse n'apparaît qu'au printemps à Roscoff, elle n'existe pas à Villefranche. Elle est fragile et pond peu d'oeufs, petits et transparents. Il est important de ne pas la confondre avec *Phialidium* à qui elle ressemble beaucoup : les critères les plus simples pour le tri sur le vivant sont ceux de la consistance ferme de l'ombrelle très arrondie, et de l'existence de taches noires sur l'estomac.

*Phialella*, comme *Obelia* et *Phialidium*, est fortement phototropique (phototropisme positif) les meilleures récoltes sont obtenues dans les pêches dites de surface soit à environ 1 m de profondeur).

Le polype a été trouvé, très abondant, sur de vieilles colonies de Bryozoaires (voir inventaire).

• Eutimidées : *Eutima gegenbauri* Haeckel (ou *Octorchis gegenbauri*)

Cette méduse rare en Manche a été inventoriée à Roscoff mais ce sont quelques exemplaires récoltés à Villefranche qui nous ont fourni un matériel suffisant pour obtenir le développement embryonnaire en entier. C'est une méduse très fragile, très difficile à adapter aux conditions d'élevage et qui donne très peu d'oeufs ; ces derniers sont petits et transparents.

### III - LIMNOPOLYPE (LIMNOMEDUSES)

• Olindiidées : *Gonionemus vertens* Agassiz

*Gonionemus* est avec *Gossea corynetes* et *Proboscidactyla stellata* (Proboscidactylidées) une des trois Limnoméduses inventoriées à Roscoff, et la seule que l'on puisse récolter régulièrement en nombre suffisant, et à des stades de maturité sexuelle avancée.

L'écologie de *Gonionemus* est strictement la même que celle de *Cladonema* décrite ci-avant. Les *Gonionemus* sont très faciles à garder en élevage même pendant des mois ; la nourriture la plus appropriée est constituée de fragments de manteaux de moules et de nauplius d'Artémies. Les méduses fournissent beaucoup d'oeufs. Les polypes de *Gonionemus* ont été trouvés dans les mêmes lieux que la méduse, sur des pierres (voir inventaire).



IV - TRACHYMEDUSES

- Geyrionidées : *Liriope tetraphylla* CHAMISSO et EISENHARG.

Cette méduse est hypogénétique c'est-à-dire qu'il n'y a pas de phase polype dans son cycle et que la division de l'oeuf forme une blastule qui se transforme directement en une méduse.

*Liriope tetraphylla* est dans les eaux de Roscoff la seule représentante du groupe des Trachyméduses (BODO, 1963). Sa répartition géographique est d'ailleurs intéressante : cette espèce trouve dans cette région de la Manche occidentale sa limite Nord de répartition, cette limite correspondant, d'après THIEL (1937), au niveau des isothermes de 15° pour le mois le plus chaud. Elle est en effet absente en Baltique et en Mer du Nord et dans la région Est de la Manche. *Liriope* peut être considérée en Manche comme un bon indicateur des influences atlantiques venant du Sud-Ouest (RUSSELL, 1935).

A Roscoff sa répartition saisonnière est plus restreinte que du côté britannique (Plymouth Marine Fauna, 1957 et RUSSELL, 1956) ; elle apparaît brusquement fin août et demeure dans le plancton jusqu'en janvier. C'est essentiellement une espèce d'automne. Malgré le caractère de fragilité de la méduse et de l'embryon, tous deux typiquement planctonique, on peut obtenir facilement sa reproduction et le parfait développement des oeufs en élevage à condition toutefois que la température reste constante et l'eau rigoureusement propre. Cette méduse est très commune aussi dans les eaux de Villefranche.

NB. - NARCOMEDUSES : Il n'existe pas de Narcoméduses dans les eaux de Roscoff et, bien que l'on puisse en récolter à Villefranche, ces méduses restent rares et très fragiles ; en outre, leur caractère particulier, de présenter au cours de leur développement un stade parasitant d'autres coelentérés ne nous a pas permis d'aborder ici l'étude de leur reproduction.



## C H A P I T R E    I I

---

### OEUF, SEGMENTATION ET EBAUCHE LARVAIRE AVANT L'ETABLISSEMENT DE LA STRUCTURE DIDERMIQUE

#### I - CONNAISSANCES ANTERIEURES

##### 1) Ovogenèse et émission des oeufs

Nous commençons notre étude du développement embryonnaire des Hydro-  
méduses à partir du stade où l'oeuf, libéré ou non dans le milieu naturel selon  
les espèces, est mûr et prêt à être fécondé et à se diviser.

La question de la gamétogenèse représente un sujet que nous n'abordons  
pas en détail ici et sur lequel il existe beaucoup de documents. Nous citerons  
seulement quelques uns des principaux ouvrages, parmi les anciens, celui de  
WEISMANN (1883) sur la formation des produits sexuels chez les Hydrozoaires  
et celui plus récent de BENOIT (1925) sur les Tubulariidés où l'auteur retrace  
l'historique détaillé des observations faites sur l'ovogenèse. Parmi les études  
modernes, nous devons citer celles de BRIEN (1942) sur *Clava* où l'auteur suit  
la progression de l'ovocyte et de sa migration vers le gonophore. Les résultats  
de BENOIT et de BRIEN sont d'ailleurs rapportés dans le travail de VAN de VYVER  
(1968) qui reste la référence la plus importante et la plus récente au sujet  
du développement des Hydrozoaires.

A propos des méduses, nous connaissons quelques monographies dans  
lesquelles la gamétogenèse est également étudiée, ainsi l'étude de *Limnconida*  
par BOUILLON (1957) résume l'évolution de la gamétogenèse mâle et femelle  
suivie sur coupes histologiques.

Il est admis que chez les Hydrozoaires la formation des produits  
sexuels est ectodermique et, seulement dans de rares cas, endodermique  
(BOUILLON, 1968). Dans les méduses, la gamétogenèse se fait dans l'ectoderme  
du manubrium ou des canaux radiaires, ou exceptionnellement dans des poches  
spécialisées comme pour *Eleuthéria*.

On peut distinguer deux sortes d'oeufs chez les Hydroméduses : ceux  
qui sont émis dans le milieu naturel avant la fécondation et ceux qui restent  
sur la méduse pendant une partie plus ou moins longue de leur développement.



Les oeufs appartenant à la première catégorie sont le plus souvent très nombreux, petits et transparents. Les oeufs de la seconde catégorie sont au contraire de grosse taille, émis en petit nombre et opaques. AURICH et WERNER (1955) ont décrit comment l'oeuf de *Hybocodon* se divise et devient une larve actinule tout en restant attaché au manubrium de la méduse-mère. D'après GERD (1891) il en serait de même pour *Bougainvillia*, dont les larves ne se libèreraient du manubrium maternel qu'au stade de planule et, d'après NAGAO, c'est aussi à l'état de planules que sont libérés les embryons de *Nemopsis dofleini*.

La plupart des chercheurs qui ont travaillé sur le développement des Hydrozoaires (communications diverses et bibliographie) ont noté que le plus souvent les oeufs étaient émis le matin très tôt. Beaucoup d'exemples illustrent ce fait. Cependant, METSCHNIKOFF dans un tableau portant sur quatorze espèces montre que trois pondent tôt le matin, cinq au début de l'après-midi et six à la fin de la journée, c'est-à-dire que toutes les espèces observées pondent dans la journée, à la lumière.

PERKINS (1902) nous donne à propos de *Goniionemus* des indications plus précises : contrairement à la règle générale, cette espèce pond à l'obscurité, et PERKINS a démontré que celle-ci déclenche la ponte après plusieurs heures à condition qu'il y ait un temps d'éclairement préalable suffisant. La ponte sera d'autant plus rapidement déclenchée par l'obscurité que le temps d'éclairement aura été plus long. On voit donc que plus que la lumière ou l'obscurité, c'est la combinaison et l'alternance de ces deux phénomènes qui jouent un rôle dans le déclenchement de la ponte. Nous ajouterons nous-mêmes quelques précisions à ce sujet.

## 2) Taille et structure des oeufs

Les oeufs des Hydrozoaires sont de taille et de structure diverses, cependant pour un groupe donné la structure est constante alors que la taille peut varier d'une espèce à l'autre dans un même genre.

La taille des oeufs se situe entre quelques dizaines et quelques centaines de microns. METSCHNIKOFF (1886) a donné une liste de la taille des oeufs de 19 espèces de méduses ; ceux-ci mesurent de 24 microns pour *Cunina preboscida* à 1,5 mm pour *Polyxenia albescens*. Cet auteur ne donne pas d'indications sur la structure des oeufs.



REES (1957) dans un travail sur l'évolution des Capités, donne des précisions sur les oeufs des méduses du groupe. Il distingue bien les gros oeufs "lécitotrophiques" qui donnent des actinules (*Hybocodon*, *Margelopsis* etc...) et les autres très petits et planctoniques. Il donne dans un tableau des mesures qui vont de 0,1 mm pour *Stylactis horperi* à 0,55 mm pour *Tubularia crocea*.

VAN de VYVER donne 100 $\mu$  pour les oeufs de *Coryne*, 170 $\mu$  pour *Hydractinia* ; ceux des Tubulaires nettement plus volumineux mesurent jusqu'à 1/2 mm. Cet auteur donne la description de la structure fine des oeufs étudiés, ces observations concordent avec les nôtres (voir ci-après).

Nous possédons aussi quelques données sur la vitellogenèse des oeufs du groupe des Hydrozoaires qui sont relatés par VAN de VYVER (1966), les travaux de BRACHET (1960) sur la synthèse de l'ARN après ceux d'EPHRUSSI (1925) montrant l'existence d'un rapport entre les inclusions lipidiques et les mitochondries, les unes disparaissant aux dépens des autres au cours de la vitellogenèse ; quelques micrographies de l'oeuf de *Hydractinia* faites par VAN de VYVER viennent étayer ce fait. Nous n'avons pas abordé l'étude de la vitellogenèse.

### 3) Segmentation et ébauche larvaire

C'est un des chapitres les mieux étudiés du fait sans doute que les premiers stades de développement sont directement observables et ne requièrent pas l'aide des coupes histologiques. Les observations faites à ce sujet sont souvent admirables de précision et illustrées de nombreux dessins. Ceux de METSCHNIKOFF (1886) portant sur le développement d'une vingtaine d'espèces sont sans conteste les plus précieux bien que les Capités et les Limnoméduses n'y soient pas représentés.

Les données sur la segmentation sont résumées par DAWYDOFF dans son traité d'embryologie des Invertébrés. On peut dire que pour le groupe des Hydrozoaires la segmentation est égale, totale et régulière au moins à son début ; après quelques divisions elle peut en effet devenir très irrégulière, voire tout à fait désordonnée.

C'est seulement dans le cas de *Hydra* (BRIEN, 1965) que l'on peut parler de segmentation inégale et que l'on peut différencier micromères et macromères ; ailleurs, malgré des irrégularités, comme par exemple chez les Tubulaires (VAN de VYVER) il n'est pas permis de faire cette distinction.



La segmentation de l'oeuf aboutit à la formation d'ébauches embryonnaires composées de blastomères totipotents et de même valeur ; chez les Hydrozoaires, on en distingue schématiquement deux sortes : les morules et les blastules.

Les blastules correspondent à un embryon composé d'une seule assise de blastomères rangés autour d'une cavité centrale ; les morules sont des masses pleines où les blastomères sont agglomérés sans ordre. Lorsqu'il se forme une blastule on voit déjà dès les premières divisions, des espaces se former entre les blastomères, ceux-ci se déplacent les uns par rapport aux autres, et peu à peu les blastomères se rangent en une assise unique autour d'une cavité centrale : la cavité blastocoelienne ; celle-ci peut être virtuelle, c'est-à-dire que les cellules du blastomère occupent la blastule depuis la surface externe jusqu'au centre ; une telle blastule pleine est appelée "stéréoblastule" ou "sterroblastule", par opposition à la coeloblastule où le blastoderme relativement étroit ménage une grande cavité centrale. Les définitions de ces différents stades larvaires sont empruntés à l'ouvrage de HYMAN (1940).

Lorsque les blastules sont libres et il en est ainsi pour la plupart des Hydroméduses, elles sont ovoïdes ou arrondies et ciliées ; les morules sont souvent arrondies mais de contour plus irrégulier. Les blastules représentent un stade bien individualisé du développement, les morules, au contraire sont un stade transitoire éphémère où surviennent très rapidement des remaniements cellulaires, tels ceux que VAN de VYVER a décrit pour *Hydractinia* (VAN de VYVER, 1960).

Il n'existe pas à notre connaissance de vraies morules libres au cours du développement des Hydroméduses, comme il en existe chez les Filifères et Thécatas à gonophores. Les seules morules observées appartiennent à *Turritopsis* (BROOKS et RITTENHOUSE, 1907) et aux Tubulariidés *Hybocodon* et *Ectopleura* que les larves soient fixées ou non au manubrium médusaire ou non pendant un certain temps.

## II - OBSERVATIONS PERSONNELLES

### 1) Ovogenèse et émission des œufs

Nous nous arrêtons seulement sur l'ovogenèse des Tubulariidés, en effet les ovocytes de ce groupe sont originaux du fait qu'ils possèdent deux aspects dans leur mode de maturation ; BRAUER (1891) et BENOIT (1925) ont décrit

.../...



les processus chez *Tubularia* : il s'agit soit du développement d'un seul ovocyte privilégié aux dépens des autres, soit de la fusion de plusieurs ovocytes déjà formés et développés.

Quelle que soit la façon dont se forme l'ovocyte, il finit toujours par ingérer les cellules sexuelles restantes non privilégiées, et ces dernières se retrouvent pendant longtemps dans le tissu de l'oeuf et dans le jeune embryon et constituent ce que MULLER (1908) a décrit sous le nom de "pseudo-cellules".

En étudiant les coupes faites dans le manubrium de méduses femelles mûres d'*Hybocodon*, nous avons pu retrouver les images qui illustrent les deux aspects du mode de formation des ovocytes (fig.3bis) ; ainsi voit-on dans le premier cas, un ovocyte bien développé à côté de nombreuses cellules sexuelles qui vont être ingérées ensuite et, dans l'autre cas, plusieurs gros ovocytes à un même degré de développement serrés les uns contre les autres prêts à fusionner et refoulant contre les parois du manubrium les autres ovocytes non privilégiés qui seront aussi absorbés par l'ovocyte finalement réalisé.

Comme nous l'avons dit, tous les oeufs des Hydroméduses ne sont pas "pondus" à l'extérieur. Nous-mêmes avons réobservé le comportement de la larve d'*Hybocodon* (après WERNER, 1955) et vu que l'embryon d'*Hybocodon* reste sur le manubrium de la méduse durant tout son développement, il ne se libère qu'à l'état de larve actinule tout à fait différenciée qui mène une vie libre et se transforme très vite en polype une fois fixé à un substrat.

Nous avons aussi pu observer le développement de *Turritopsis* et là, contrairement à ce qu'ont décrit BROOKS et RITTENHOUSE (1907), nous voyons que les larves restent dans les tissus du manubrium et ne sont libérées qu'à l'état de planules. Dans quelques cas nous avons observé la ponte des oeufs mais ceux-ci ne se sont jamais divisés convenablement et n'ont jamais engendré de larves. Nous pensons qu'il s'agissait là de femelles porteuses d'oeufs non encore fécondés.

Nos observations sur *Steenstrupia* nous permettent de dire que l'oeuf de cette espèce est lui aussi libéré très tard, au moins au stade d'une blastule dans laquelle la gastrulation a déjà eu lieu, ce qui est différent de ce que TORREY (1907) et REES (1937) avaient décrit en parlant "d'oeuf pondu".

## 2) Influence de la lumière sur la ponte

A la suite de PERKINS, nous avons observé sur *Goniönemus* les mêmes faits : à savoir que les méduses récoltées en début de l'après-midi, en été, pondent toujours vers onze heures du soir, soit après quelques heures d'obscurité naturelle. A ce moment l'action de la lumière stoppe la ponte qui peut reprendre ensuite à l'obscurité. Nous pouvons faire les mêmes



remarques pour *Cladonema* qui vit exactement dans les mêmes conditions écologiques que *Gonionemus*. Nous avons pu, pour les deux espèces, avancer l'émission des oeufs en soumettant les méduses à l'obscurité pendant l'après-midi.

Pour toutes les autres espèces que nous avons étudiées la ponte avait lieu à la lumière très souvent dans la matinée, mais aussi au début de l'après-midi. Les méduses pêchées et ramenées au Laboratoire dans la matinée pondent ainsi quelques heures après la mise en élevage : on peut penser que là, la ponte est déterminée d'abord par le traumatisme du transport du transvasement et du changement de température inévitable et que ces facteurs sont alors suffisamment importants pour accélérer l'influence du facteur éclaircissement.

Pour les méduses dont la ponte semble être déclenchée par la lumière, à l'inverse de ce qui se passe pour *Gonionemus* et *Cladonema*, on peut voir toutefois qu'un temps d'obscurité préalable est nécessaire et que c'est le retour à la lumière qui provoque la ponte. Nous avons pu ainsi obtenir la ponte de *Laodicea* en plein après-midi après avoir mis les méduses dans l'obscurité pendant quelques heures.

### 3) Taille et structure des oeufs :

Les oeufs des méduses que nous considérons ici mesurent entre 90 $\mu$  pour les plus petits : ceux de *Gonionemus* et *Cladonema* et 200 $\mu$  pour ceux d'*Obelia* et *Turritopsis* ; les oeufs des Tubulaires non libérés sont particulièrement gros, de l'ordre du dixième de millimètre.

Nous avons vu que la structure des oeufs (voir schéma, fig.4 ) diffère pour chaque groupe ; dans les oeufs des Filifères, les Capités et les Thécatés on distingue une zone corticale nette ou ectoplasme, ce qui n'est pas le cas pour les Limnoméduses.

Chez les Capités, l'ectoplasme de l'oeuf est très marqué et épais par rapport au diamètre total ; il est formé de très fins granules phloxinophiles toujours très colorables ; l'endoplasme comprend des gouttelettes vitellines de toutes tailles, assez espacées et irrégulièrement réparties.

Dans les oeufs de Filifères, l'ectoplasme est peu marqué et l'endoplasme est très dense et contient des gouttelettes vitellines de taille moyenne très serrées.



La structure des oeufs de Thécates est plus proche de celle des oeufs de Filifères mais la zone corticale est différenciée comme dans les oeufs de Capités.

La structure des oeufs de *Gonionemus* est tout à fait identique à ce que l'on a déjà décrit pour les autres Limnoméduses *Craspedacusta* (PAYNE, 1926) et *Limnocnida* (BOUILLON, 1957) ; l'ectoplasme y est à peine perceptible alors que l'endoplasme regorge de gouttelettes de réserve. Cette densité de vitellus dans les oeufs explique la lenteur observée dans tous les phénomènes de l'embryogenèse et aussi la difficulté rencontrée pour la compréhension des phénomènes cellulaires qui s'y déroulent.

Les oeufs des Tubulaires sont catégoriquement différents, ainsi ceux de *Hybocodon*, *Ectopleura* et *Steenstrupia* dont la structure est dense et qui contiennent toujours les très nombreuses pseudocellules dont on voit le noyau.

#### 4) Segmentation et ébauche larvaire

##### A - Division

Nous devons d'abord préciser que nos observations faites sur les premiers stades de division des oeufs des méduses montrent que l'on a exagéré les possibilités de segmentation anarchique des larves de ce groupe. Certes, il est fréquent de voir des embryons aux stades 32, 68 et plus où les blastomères présentent des images tout à fait désordonnées, mais de telles anomalies ne donnent lieu dans la plupart des cas qu'à des embryons tératologiques qui ne poursuivent pas leur évolution normale en larve viable et dégènèrent. Ces divisions anarchiques se voient le plus souvent chez les Thécates où les blastomères constituent alors des amas véritablement informes qui peuvent même s'étaler en longues chaînes. Lorsqu'on met en présence un trop grand nombre d'embryons dans une trop faible quantité d'eau, on remarque un pourcentage important de ces anomalies de développement. Ceci rejoint ce que CHILD (1920) a démontré par l'expérience, à savoir l'influence du gaz carbonique sur la segmentation.

##### B - Coeloblastule

Nous rappellerons la structure des blastules des différentes espèces étudiées. Elles sont toujours creuses, ciliées, monodermiques et le plus souvent transparentes. Les blastules des Thécates (*Obelia*, *Phialidium*, *Phialella*, *Laodicea*) sont très arrondies et de forme régulière ; leur blastoderme est formé d'un épithélium palissadique typique, les noyaux des cellules sont médians et alignés, la région péri-



phérique du cytoplasme est finement granuleuse très colorable, et la région interne contient des gouttelettes de vitellus. Le blastoderme est plus épais dans la région postérieure de la larve où se fait le plus important des processus de la gastrulation (fig. 5 ).

Les blastules de Filifères (*Podocoryne*, *Kollikerina*, *Leuckartia*, *Lizzia*) ne sont jamais sphériques mais en forme de virgule ou d'ampoule allongée très effilée au pôle postérieur ; dans ces blastules le blastoderme n'est pas organisé en épithélium palissadique comme chez les Thécates, il correspond à une simple juxtaposition des blastomères qui gardent encore une forme globuleuse.

Les coeloblastules des Capités (*Sarsia*, *Dipurena*, *Coryne*) se distinguent des autres car leur blastoderme est toujours très épais et la cavité blastocoelienne relativement restreinte ; les phénomènes de mise en place de l'endoderme y commence très tôt et des mitoses dédoublent le tissu de telle sorte que les blastules ne sont jamais nettement monodermiques.

Toutes les coeloblastules des méduses que nous avons étudiées sont ciliées. Elles nagent activement en pleine eau, le sens de leur locomotion est défini et constant et la formation de l'endoderme se fait toujours dans la région postérieure.

Tous les cas de coeloblastules rencontrés dans le développement des Hydroméduses correspondent à des oeufs pondus dans le milieu externe et à des embryons qui restent libres dans l'eau à tous les stades de leur développement. La seule exception est la larve blastule de *Steenstrupia* (voir paragraphe E).

### C - Sterroblastules

Ces larves sont issues de la division d'oeufs d'abord librement émis dans le plancton mais qui rapidement se fixent sur un substrat pendant que s'accomplit la segmentation. Les sterroblastules appartiennent à deux des espèces étudiées ; *Gonionemus* (Limnoméduses) et *Cladonema* (Capités) : ces deux méduses de groupes systématiques très différents vivent et pondent dans les mêmes conditions écologiques, leurs oeufs nombreux et petits sont émis dans l'eau, mais immédiatement après ils adhèrent à un substrat qui dans les conditions naturelles est vraisemblablement voisins des champs de Laminaires. Les oeufs de *Gonionemus* semblent seulement adhérer par le mucus qui les entoure alors que ceux de *Cladonema* sont solidement



fixés et restent protégés par une gangue. Dans les deux cas, les phénomènes de division sont toujours beaucoup plus lents que pour les oeufs restés libres des autres espèces et ces divisions aboutissent au type de blastule particulier : la "sterroblastule", sans cavité interne (fig.6 ).

Dès le stade 16, les cellules commencent à se déformer et à s'allonger en forme de cône très étiré. Elles se rangent alors en disposition rayonnante autour d'un point central, de telle sorte qu'elles forment une larve sphérique montrant bien, en coupe, une structure monostratifiée. Les cellules de cette assise blastodermique ont toutes la même forme et sont très pointues vers la région centrale de l'embryon. Leur longueur est au moins cinq fois supérieure à leur largeur, leur noyau est très gros et rond, situé à la périphérie et ne possède le plus souvent qu'un nucléole. Il faut insister sur le fait de l'abondance particulière des réserves vitellines qui occupent tout le volume des cellules de la larve : sous forme de gouttelettes sphériques, elles encombrant le cytoplasme et leur taille décroît en même temps que la largeur de la cellule. Les inclusions les plus grosses sont situées près du noyau et sont aussi volumineuses que lui.

Toutes les inclusions vitellines présentent au test du P.A.S. un très vive coloration rouge qui traduit l'existence de polysaccharides neutres ; cette réaction n'a plus lieu après le blocage au dimédon, ce qui indique qu'il ne s'agit pas de glycogène. La coloration en bleu au test Alcian sans oxydation indique, elle, la présence de mucopolysaccharides acides ; enfin, la réaction positive au test de la benzidine tétrazotée signale la présence de protéines caractérisée par un ou plusieurs des sept acides suivants : lysine, tryptophane, tyrosine, histidine, cystéine, arginine, proline.

On observe le plus souvent, contigüe au noyau, une énorme vacuole qui contient une gouttelette moins colorable que les autres : cette vacuole avec son enclave particulière équivaut vraisemblablement à un stade de digestion d'une gouttelette vitelline ; ainsi les plus grosses enclaves qui sont les plus proches du noyau sont aussi les premières digérées.

Le jeune embryon, tel que nous venons de le décrire, a une structure évidemment particulière ; bien que sphérique et plein, il n'est pas permis du fait de sa monoderme et de son organisation rayonnée, de l'homologuer au schéma classique de la morule. Cependant, si ce type d'embryon correspond en théorie à une blastula, il s'agit là d'une blastula spéciale où la cavité de segmentation est réduite ou nulle du fait de la forme même des cellules. Une telle blastula est bien différente de celles



du type "coeloblastula" décrites pour les autres espèces. Elle correspond au type "sterroblastula" de DAWYDOFF : c'est-à-dire une blastula "où les éléments cellulaires tous de même taille, disposés radialement, sont si volumineux qu'ils s'étendent jusqu'à se toucher au centre de la figure". L'absence de blastocoèle, dans un tel embryon, est très importante et, comme nous le verrons, le mode de gastrulation en dépendra largement.

#### D - Cas particulier de *Liriope*

Les méduses de *Liriope* (Trachyméduses) pondent des oeufs qui forment aussi des blastules, mais celles-ci, comme nous le verrons, se transforment directement en méduses par un processus original sans qu'il y ait de stade planule ou actinule ; les blastules sont très simples (fig.6bi), composées de blastomères qui ne se serrent pas en un tissu palissadique comme chez les Thécates. Ces blastules sont très transparentes et non ciliées, parfaitement planctoniques, elles restent en suspension dans l'eau.

#### E - Cas particulier de *Steenstrupia*

TORREY (1907) décrit une larve pleine qui, au bout de 24 heures, montre une cavité interne. Aucune autre précision n'est donnée, et nous-même n'avons eu que trop peu de matériel. Nous devons donc émettre quelques réserves quant à notre interprétation des faits. Toutes les images observées sur le développement de l'embryon après la libération de la méduse mère ressemblent à toutes celles que BRIEN a décrites à propos de l'embryogenèse de l'Hydre. Ainsi on voit une blastule très grosse avec une cavité réduite : les blastomères dits inférieurs, correspondant à la région accolée au substrat sont les plus petits (fig.7bi).

#### F - Morules

Nous avons pu nous-mêmes vérifier par quelques coupes l'existence de morules au cours du développement de l'oeuf de *Turritopsis* ; ce développement a déjà été étudié et illustré par BROOKS et RITTENHOUSE (1907). C'est cette espèce qui semble présenter le plus d'irrégularités dans la segmentation, et avoir les morules aux formes les plus diversifiées. Il n'est pas certain d'ailleurs que toutes suivent leur développement ultérieur normalement. Les oeufs sont colorés, les morules et les larves, les planules restent rouges et opaques.

Nous avons observé les morules d'*Hyboodon* en coupes longitudinales dans les méduses femelles au manubrium desquelles l'embryon reste attaché (fig.6 ). La morule très grosse (3/10e mm) est ovoïde, la région la plus



large étant attachée au manubrium. Sa structure est strictement identique à celle des morules de *Tubularia* (VAN de VYVER, 1968), en particulier en ce qui concerne la forme et la taille très diverses des cellules : les plus petites sont rangées à la périphérie ; ce sont celles qui donneront presque directement l'assise ectodermique sans qu'il y ait de remaniements comme dans le cas des Filifères à gonophores par exemple (*Hydractinia*, VAN de VYVER, 1968). La structure cellulaire est lâche et l'endoplasme est pauvre en vitellus, les noyaux sont très petits et difficilement repérables alors qu'au contraire apparaissent toujours de façon très voyante les noyaux des pseudocellules. Ces noyaux sont très nombreux dans chaque cellule de la morule et correspondent, on le sait, au résidu des ovocytes ingérés par l'ovocyte privilégié au cours de l'ovogenèse (MULLER, 1908, BENOIT, 1925).

### III - CONCLUSION :

La segmentation des Hydrozoaires apparemment désordonnée montre qu'elle s'effectue selon des règles précises toujours de la même façon pour une espèce donnée : si les cas de segmentation très désordonnée sont fréquents il faut savoir qu'ils n'aboutissent pas en général à la formation de larves viables.

Dans le développement des Hydroméduses, les morules font figures d'exception (elles n'appartiennent qu'aux Capitées Tubulariidées) et ce sont les larves blastules qui sont de règle. A l'inverse, dans le développement des espèces à gonophores, il y a presque toujours des morules et là ce sont les blastules qui sont rares (elles appartiennent aux Capitées Corynidées (fig. 7)). Déjà on peut retenir que les groupes des Capitées se comportent différemment de l'ensemble des autres Hydrozoaires : parmi les Corynidées les larves sont les mêmes (blastules), qu'il s'agisse des formes à méduses ou des autres : par contre, on observe des morules chez les Tubulariidées. Chez les Filifères et les Thécales, il y a au contraire des différences entre le développement des formes à méduses (blastule) et celui des autres formes (morule).

Les blastules, caractéristiques des formes à méduses (groupe des Corynidés excepté), représentent une très belle adaptation à la vie planctonique, et l'on peut dire, d'autant plus poussée que les méduses auxquelles elles appartiennent sont plus typiquement pélagiques. On peut illustrer cela avec les exemples des Campanulariidées *Obelia* et *Phialidium*, méduses transparentes vivant le plus souvent près de la surface de l'eau, et dont les embryons sont constamment pélagiques, ont des blastules qui sont sphériques, transparentes avec une grande cavité interne. *Gonionemus* et *Cladonema*, au contraire, vivent parmi les Laminaires sur lesquelles elles restent souvent immobiles : elles ont des blastules transparentes qui mènent une vie libre très courte, et qui ne restent pas en suspension dans l'eau.



Les larves morules quand elles existent chez les méduses appartiennent certes aussi à des méduses pélagiques telle *Turritopsis* ou *Hybocodon*, mais les larves ne sont alors libérées dans le milieu que très tard.

A chaque forme d'ébauche larvaire, morule, coeloblastule, sterroblastule correspondra un processus de gastrulation, et les conclusions du chapitre suivant sur cette gastrulation ne feront qu'étoffer les considérations exposées ci-dessus.



# CHAPITRE III

---

## MECANISME DE LA MISE EN PLACE DE L'ENDOBLASTE ET ETABLISSEMENT DE LA STRUCTURE DIDERMIQUE

### I - CONNAISSANCES ANTERIEURES :

On sait que les larves blastules et morules sont formées de blastomères identiques et totipotents et que, secondairement, des phénomènes dits de "gastrulation" mettent en évidence deux lots de cellules différentes qui constituent les deux feuillettes, (ectoderme et endoderme) caractéristiques de la structure définitive du polype.

Ce phénomène est appelé "gastrulation" mais le terme prête à confusion et malgré sa commodité d'emploi, nous préférons le plus souvent possible le remplacer par celui de "formation de l'endoderme" qui correspond au terme parfaitement juste de la langue allemande "Endodermbildung".

On sait (voir historique) que la mise en place de l'endoblaste se fait à partir de deux sortes de phénomènes : l'immigration et la délamination du matériel cellulaire blastodermique (MEREJKOWSKY, 1883).

Jusque là on ne possédait sur le développement embryonnaire des Hydro-méduses que des données sur les Leptoméduses et les Anthoméduses Filifères, ce qui est insuffisant. GERD (1892) à la lumière des travaux de METSCHNIKOFF (1886) TICHOMIROFF (1887) et de BRAUER (1891) sur *Tubularia* (Capitée), ainsi que de ses propres observations sur *Bougainvillia* (Filifère), s'est de nouveau intéressé à la question de la mise en place du feuillet interne. Il démontre entre autre, l'importance de la terminologie employée : par exemple, la confusion possible entre deux types de larves également pleines et appelées "morule" mais dont l'une est diploblastique et correspond à une blastule remplie secondairement, alors que l'autre consiste en une morule vraie, issue de la segmentation, et composée de blastomères identiques.

Le problème restait posé, de savoir si migration et délamination sont bien les deux processus très différents responsables de la mise en place de l'endoderme dans les embryons des divers groupes d'Hydroïdes.



Tous les travaux effectués sur les Hydrozoaires (voir introduction) et aussi sur les Siphonophores (CARRE, 1967), montrent bien, qu'effectivement, les divers modes de mise en place de l'endoderme correspondent à une migration ou à une délamination, selon qu'il s'agit, au départ, d'une blastule ou d'une morule. Seule l'Hydre d'eau douce fait exception : son embryogenèse comprend des phénomènes d'épibolie (BRIEN, 1965). Il y a des cas intermédiaires, et PFLUGFELDER (1960) dans son manuel d'embryologie a essayé, après DAWYDOFF (1928), de clarifier la question en groupant les différents modes de gastrulation sous sept rubriques différentes, à savoir : migration polaire, migration multipolaire, immigration avec délamination, délamination morulaire, délamination blastulaire, délamination syncytiale anarchique et délamination avec division syncytiale. Tout ceci pourrait, à notre avis, et avec l'appui des données récentes de VAN de VYVER (1968) sur les Athécates à gonophores, être rassemblé en quatre rubriques principales, à savoir seulement la migration, la migration avec délamination, la délamination blastulaire et la délamination secondaire (dite "morulaire"). Nous reviendrons sur le mot "délamination" dans ce qui suit.

## II - OBSERVATIONS PERSONNELLES

### 1 - Mise en place de l'endoblaste dans les blastules.

Nous distinguons donc parmi les méduses dont le développement embryonnaire passe par un stade blastule, plusieurs processus possibles pour la mise en place du feuillet endoblastique. Tous se ramènent finalement à une migration cellulaire, (sauf chez les Trachyméduses). Nous décrirons à propos des blastules six modes de mise en place de l'endoblaste différents :

- A) Migration unipolaire typique.
- B) Migration unipolaire et à tendance multipolaire.
- C) Délamination du blastoderme.
- D) Migration multipolaire accompagnée de délamination.
- E) Cas particulier des migrations cellulaires au sein des sterroblastules.
- F) Cas particulier de migration et d'épibolie.



### A) Migration unipolaire

Il s'agit d'embryons dans lesquels les mouvements cellulaires sont exclusivement limités à la région postérieure de la blastule.

Nous envisagerons la description du développement embryonnaire de *Podocoryne carnea*, après BENARD-BOIRARD (1962) ; cet auteur a d'ailleurs reconnu deux modes différents de gastrulation : l'une par migration et l'autre par épaissement.

La blastule de *Podocoryne* est de forme irrégulière ovoïde et mal définie comme celle de toutes les Filifères où les blastomères ne sont pas serrés en un épithélium palissadique comme c'est le cas chez les Calyptoblastiques (BODO et BOUILLON, 1968). Dans la région postérieure, le blastoderme s'épaissit à la fois parce que les cellules s'allongent et parce que quelques-unes d'entre elles quittent le feuillet externe pour s'infiltrer vers l'intérieur de la blastule et se trouver ainsi sur plusieurs rangs. Peu à peu l'activité cellulaire s'intensifie, les premières cellules immigrées sont refoulées vers l'avant de l'embryon, elles restent ainsi serrées les unes contre les autres et remplissent peu à peu la cavité. Malgré les quelques mitoses qui se font dans le blastoderme, le remplissage du blastocoele a pour conséquence une diminution de la surface de la larve.

Pendant toute la durée de la mise en place du feuillet interne la larve continue de se mouvoir tout en changeant peu à peu de forme à mesure que le blastocoele se comble ; elle s'allonge ; la région antérieure se gonfle et prend la forme d'ampoule, vraisemblablement à cause de la suppression de liquide blastocoelien provoquée par le remplissage de la région postérieure.

Après l'immigration cellulaire, la larve est entièrement pleine ; elle est allongée, renflée au pôle antérieur, et, elle a chez *Podocoryne* une forme typique de virgule. Le blastoderme resté en place devient l'ectoderme définitif et le lot de cellules immigrées dans la cavité centrale, constitue un endoblaste homogène et très dense qui ne se différencie qu'ultérieurement. BENARD-BOIRARD (1962), a mentionné et décrit des cas de gastrulation simultanée aux deux extrémités de l'embryon. Nous n'avons jamais observé de telles anomalies et le seul



cas particulier qui se soit présenté dans nos élevages est celui d'une larve en forme de "Y", (où la région antérieure était bifide) où la gastrulation s'effectuait normalement par migration cellulaire au pôle postérieur. Ce même auteur a aussi décrit un deuxième mode de gastrulation par épaississement ; en fait nous observons aux extrémités de la blastule de *Podocoryne* une cavité interne si réduite que les parois du blastoderme s'y touchent. Les régions antérieure et postérieure apparaissent alors comme si elles étaient pleines ; ceci donne de faux aspects de gastrulation et c'est vraisemblablement ce que BENARD-BOIRARD (1962), a décrit sous le nom de "gastrulation par épaississement". Ces épaississements peuvent exister aux deux pôles et laisser croire ainsi à la "double gastrulation" interprétée par cet auteur (BENARD-BOIRARD, 1962).

Le développement de *Podocoryne* est facile à observer parce que la blastule est une des plus grandes parmi celles des Filifères (150  $\mu$ ). Parmi les autres Filifères à blastule on observe strictement la même marche dans la mise en place de l'endoblaste. Nous avons réobservé le déroulement de l'embryogenèse de *Leuckartiara octona*, *Kollikerina fasciculata*, *Lizzia blondina* qui avaient été vus par METSCHNIKOFF (1886). Les dessins de METSCHNIKOFF montrent bien la progression de l'immigration cellulaire et le changement de forme de la larve. La forme en virgule des jeunes planules semblent bien caractéristique des Filifères.

La blastule de *Bougainvillia superciliaris* (Filifère) étudiée par GERD (1892) est, d'après cet auteur, de forme sphérique, et reste attachée à la méduse mère. Il ne nous a pas été possible, faute de matériel, d'apporter des précisions à ce sujet. Le seul cas de blastule "non libre" connu jusqu'ici chez les méduses est celui d'*Eleutheria* (BOUILLON et VAN de VYVER, 1970).

La "gastrulation" par migration unipolaire strictement limitée à la région postérieure caractérise les larves des Hydroméduses du groupe des Athécates Filifères ; en effet, chez les Thécates par exemple, l'immigration peut s'étendre à toutes les régions du blastoderme.



## B) Migration unipolaire à tendance multipolaire :

Nous prendrons comme exemple, pour illustrer cette migration, celui des larves d'*Obelia* et de *Phialidium*. Les phénomènes cellulaires y sont plus facilement observables que dans les larves de *Phialella* ou de *Laodicea* dont la taille est bien inférieure. Le développement de *Phialidium* et d'*Obelia* a déjà été étudié, et les travaux effectués sur *Obelia* ont en outre un intérêt historique puisque la migration cellulaire y a été observée pour la première fois par KOWALESKY (1874), sans être toutefois convenablement interprétée. Nous redonnerons pour mémoire la description des phénomènes, nos résultats ajoutant quelques précisions à ceux de METSCHNIKOFF (1886).

Dans le cas des Thécates, le phénomène de migration n'est pas exclusivement limité au pôle postérieur (fig.5&8). Il se forme d'abord un épaississement important du blastoderme de cette région et peu à peu quelques cellules quittent l'assise blastodermique pour entrer dans la cavité du blastocoelienne. Ces cellules blastodermiques restent libres, elles ne s'agglutinent pas comme chez *Podocoryne* et reprennent leur forme initiale globuleuse et arrondie. KOWALESKY (1868) qui n'avait pu en observer les noyaux, avait décrit ces cellules comme étant des globules graisseux.

Les phénomènes s'intensifient rapidement, ils sont beaucoup plus importants que chez les Filifères, ce qui, à notre avis, correspond au fait que la blastule est sphérique et que la cavité à remplir pour une même surface du blastoderme est relativement plus grande. Peu à peu l'immigration qui avait débuté au pôle postérieur gagne toutes les régions du blastoderme, l'endoblaste est ainsi édifié par tout le tissu ectoblastique. Tout comme chez les Filifères, la larve continue à nager très activement pendant toute la durée de la gastrulation et s'allonge en même temps. Les phénomènes sont exactement les mêmes, qu'il s'agisse de la larve d'*Obelia* ou de celle de *Phialidium*, toutes deux de la famille des Campanulariidées.

Nous avons observé ainsi la mise en place de l'endoderme dans les blastules d'*Obelia*, de *Phialidium*, de *Phialella*, de *Laodicea*, et d'*Eutima*, (voir chapitre I). Nous pouvons conclure que les mêmes mécanismes de gastrulation (migration unipolaire) complétée par une migration multipolaire ont lieu dans toutes les blastules de ces Leptoméduses.



C) Délamination du blastoderme : (METSCHNIKOFF, 1886 ; RUSSELL, 1953)

La blastule de *Liriope* est sphérique et transparente (fig.6bis). Le blastoderme n'y est pas différencié en épithélium régulier comme dans les autres blastules. Les cellules qui composent ce blastoderme sont peu nombreuses et de grande taille, elles restent globuleuses et sont à peine juxtaposées. Le noyau est central et l'on distingue dans la cellule deux zones cytoplasmiques très différentes : une région périphérique très dense, très colorable, finement granuleuse, et une région interne de structure lâche et transparente où les mailles très larges du réseau cytoplasmique ne renferment pas de réserves.

Dans le cas de *Liriope*, la "gastrulation" (ou mise en place de l'endoderme), revêt un aspect particulier : les cellules subissent une mitose qui les délamine (sens strict du terme) ; en effet les cellules nouvellement formées (qui constitueront l'endoblaste) sont composées de la région "interne" du cytoplasme, alors que les cellules ectoblastiques gardent le cytoplasme de la région corticale du blastoderme initial. On obtient finalement une figure originale ou "diblastule" formée de deux sphères concentriques séparées (fig.6bis).

D) Migration cellulaire et délamination :

Ce type de mécanisme a été décrit déjà par VAN de VYVER (1968) pour *Coryne* et *Eleutheria*. C'est le travail le plus récent fait sur les Athécates Capités. Depuis, nous avons étudié le développement de *Sarsia eximia* et de *Sarsia gemmifera* et celui de *Dipurena ophiogaster*. Nous décrirons ici la "gastrulation" qui se fait dans l'embryon de l'Hydro-méduse *Sarsia eximia* que nous prenons pour exemple et qui n'avait jamais été étudiée.

La blastule de *Sarsia eximia* (fig. 5 ) est sphérique et sa paroi est épaisse. Dans le blastoderme, les divisions cellulaires, toujours très actives, prennent ici plusieurs directions : le fuseau n'est plus seulement tangentiel mais on remarque de nombreuses mitoses où il prend des directions radiale ou oblique. Les divisions cellulaires, ainsi orientées, provoquent en même temps qu'un accroissement de la surface du blastoderme, un épaississement de celui-ci vers l'intérieur. La couche blastodermique initiale reste à l'état d'épithélium cylindrique régulier : ses cellules sont hautes et toutes de même largeur ; leurs noyaux arrondis sont alignés. Cette assise demeure, jusque dans la planule sous forme d'ectoderme bien ordonné. Les premières cellules immigrées forment d'abord une assise monocellulaire plaquée contre l'ectoderme, elles sont petites et écrasées contre la base des cellules ectodermiques. Exceptionnellement, quelques-unes se comportent librement dans la cavité centrale. L'activité mitotique continue et le



refoulement des cellules vers l'intérieur s'intensifie ; on assiste à l'augmentation du nombre des rangées de cellules qui tapissent le blastocoele et celui-ci, de plus en plus réduit, finit par se combler.

Le phénomène de gastrulation s'étend ici à toutes les régions du blastoderme ; il ne s'agit plus d'une simple migration mais d'un mode mixte, tenant à la fois d'une migration multipolaire et d'une délamination de l'ectoderme. Nous retrouvons ici le processus qualifié de "délamination mixte" par DAWYDOFF (1928) et que VAN de VYVER (1968) a retrouvé chez les *Coryne*.

La "gastrula" (fig. 8) est ovoïde, très globuleuse et nage en pleine eau grâce aux longs flagelles de l'épithélium ectodermique. Le feuillet ectodermique s'épaissit peu à peu par allongement en hauteur des cellules. Les noyaux sont gros et toujours très ronds, ils ne possèdent qu'un nucléole. Dans ces tissus, quelques mitoses tangentielles se produisent encore, accroissant la surface.

Le procédé de mise en place de l'endoblaste de *Sarsia gemmifera* et *Dipurena ophiogaster* est identique à ce que nous venons de décrire chez *Sarsia eximia*.

Parmi les Hydroméduses du groupe des Capités, *Cladonema radiatum* se comporte comme une exception quant à son développement embryonnaire ; ce dernier sera décrit au paragraphe suivant (paragraphe E) en même temps que celui de l'espèce *Gonionemus vertens* (Limnoméduses).

Il n'existe pas d'autres documents sur le développement des Hydroméduses du groupe des Capités et les conclusions que nous pourrions émettre portent encore à notre avis sur trop peu d'exemples. Etant donné les connaissances actuelles, on peut cependant dire que la gastrulation par migration cellulaire multipolaire compliquée d'une délamination du blastoderme appartient aux Capités, exception faite de *Cladonema* et des Tubulariidés.

#### E) Migration cellulaire dans les sterroblastules

Nous décrirons ici une partie du développement larvaire de *Gonionemus* (Limnoméduses). Deux auteurs, MURBACH (1895) et PERKINS (1902), ont décrit la formation de l'endoblaste dans les blastules



de *Gonionemus* : leurs descriptions présentent des contradictions, ce qui conduit à reprendre complètement cette étude. PERKINS (1902) parle d'une gastrulation par délamination, c'est-à-dire où l'endoderme se forme par coupure de la région interne des blastomères (région située vers le centre de l'embryon et qui contient la majorité du vitellus. Un procédé de vraie délamination de la blastule comme elle se fait au cours du développement de *Liriope* (Geyrionidées), implique l'existence d'une cavité coeloblastique vaste et des divisions cellulaires de direction radiaire, ce que nous n'observons jamais chez *Gonionemus*. En fait si l'on constate quelques mitoses lors des premières divisions de l'oeuf et beaucoup plus tard quand la planule s'allonge, on n'en voit pas, sur les préparations microscopiques dans les tissus des larves où se fait la gastrulation. S'il s'agissait d'une simple amputation cytoplasmique de cellules comme le décrit PERKINS (1902), l'unité formée serait bien évidemment sans noyau. Notons d'ailleurs que dans ses illustrations, l'auteur ne montre jamais de noyaux dans les tissus des larves! Tout cela interdit finalement d'accepter son interprétation des faits.

MURBACH (1895) emploie le terme de "multipolar budding" ("bourgeonnement multipolaire"), sans donner de précisions sur ce qu'il entend par ce terme. A notre avis, cette notion de bourgeonnement multipolaire se rapproche plus de l'idée de migration que de celle de délamination, et nous allons le voir, concorde mieux avec ce que nous avons personnellement observé. Cela montre en outre que les résultats des observations de MURBACH (1895) bien semblent donc les plus justes.

Nous avons pu observer un grand nombre d'échantillons et, malgré la quantité de vitellus et la faible définition des limites cellulaires, nous avons pu suivre, sur coupes histologiques, la lente progression du phénomène (fig. 8 ) et voir qu'il ne s'agit exactement, ni de délamination, ni de migration typique, mais d'un réarrangement cellulaire que nous décrirons comme suit : d'abord quelques cellules du blastoderme cellules dont le noyau s'est déjà déplacé vers le milieu du cytoplasme, quittent lentement l'épithélium et s'enfoncent vers le centre de la blastule en se faufilant entre les autres. Au début, elles ne sont encore que décalées par rapport à celles qui restent sur la couche externe, et la structure didermique n'est pas réalisée (fig. 8 ). Cette infiltration de cellules n'est pas toujours nette : il s'agit d'un phénomène complexe où les mouvements cellulaires sont rendus d'autant plus difficiles que



la larve est très dense et que les cellules sont littéralement bourrées de vitellus. Nous l'avons vu, la région centrale de cette sterroblastule ne ménage aucun espace blastocoelien et les cellules qui constituent désormais l'endoblaste n'y trouvent leur place qu'aux dépens du raccourcissement et de l'élargissement de celles de l'ectoblaste, qui sont restées, elles, à la périphérie.

Nous voyons donc que la structure didermique de la préplanule (fig. 8 ) de *Gonionemus* est le résultat de déplacements cellulaires au cours desquels les éléments blastodermiques ne présentent aucune trace de division. Une fois réunies au centre de l'embryon, les cellules sont toutes très comprimées, elles sont de formes irrégulières, leur noyau est déformé et souvent peu distinct ; les inclusions vitellines de toutes tailles et toujours très abondantes donnent à ce tissu un aspect désordonné. La structure didermique est à ce moment parfaitement établie mais les limites entre les deux feuillets resteront encore longtemps mal définies.

Le mécanisme de gastrulation ainsi observé et décrit pour *Gonionemus* est le même dans le cas de la sterroblastule de *Cladonema*, cependant, les mouvements cellulaires sont plus facilement observables chez *Cladonema*, la structure cellulaire est moins dense et le vitellus moins abondant. Dans la blastule de *Cladonema* (fig. ), la migration est plus rapide et la région postérieure, comme chez les Calyptoblastiques, reste privilégiée.

#### F) Cas de *Steenstrupia* :

La mise en place de l'endoderme dans la blastule de *Steenstrupia* a été mentionnée très succinctement par TORREY (1907). Elle commence alors que la blastule est encore fixée au manubrium de la méduse, elle continue pendant la phase de vie libre qui précède la fixation à un substrat. La forme même de la blastule fait que le processus de déplacement des cellules présente un caractère original : en effet les cellules y sont de taille différentes, les plus petites étant situées, à la base, contre le substrat (Fig. 10 bis).

La diblastie s'établit donc par déplacement des cellules du blastoderme : on n'observe aucune mitose sur les préparations microscopiques. Une partie des cellules blastodermiques entrent dans la cavité



intérieure pendant que le blastoderme reste en place ; diminué ainsi d'une grande partie de ses éléments, il se resserre sur la région centrale endoblastique (BODO 1968). L'aspect du phénomène laisse également croire à une sorte d'épibolie comme il a été décrit par BRIEN (1965) pour l'Hydre. Il n'y a cependant pas de délamination cellulaire vraie comme chez l'Hydre où comme chez *Liriope*. Finalement ce mode de mise en place de l'endoderme s'apparente plutôt à celui décrit dans les sterroblastules de *Gonionemus* et de *Cladonema* où l'on peut alors parler d'infiltration cellulaire. Il semble que de tels phénomènes soient propres aux blastules où il y a peu d'espace et un fort encombrement des tissus par le vitellus, et qui ne sont absolument pas planctoniques.

## 2 - Cas des morules

Les développements embryonnaires dans lesquels il existe un stade morule sont rares, on connaît l'exemple des Tubulariidés, *Hybocodon* et *Ectopleura* (AURICH et WERNER, 1955 ; BODO, 1965). Les processus embryonnaires dans le développement de ces espèces sont les mêmes que ceux décrits dans le développement de *Tubularia* (VAN de VYVER, 1968).

L'existence d'un stade morule au cours de l'embryogenèse existe aussi chez *Turritopsis nutricula* (Filifère), (BROOKS et RITTENHOUSE, 1907), ce cas reste exceptionnel parmi les Hydroméduses du groupe. Dans une telle embryogenèse, la segmentation sélectionne très tôt le matériel cellulaire puisque les cellules de la périphérie sont plus petites que celles de l'intérieur de l'embryon. Une assise de cellules s'individualise donc ainsi à la périphérie de la morule formant un épithélium palissadique parfait, régulier, cylindrique, formé de hautes cellules dont le noyau, particulièrement gros est remarquable par son nucléole central.

L'assise ectodermique, chez l'embryon des Tubulariidées, n'est jamais strictement monodermique : entre elle et l'endoblaste on voit dans tout le corps de l'embryon des amas désordonnés de nématoblastes qui se différencient et qui se regroupent ensuite en deux formations distinctes, en "collier" (voir chapitre IV).

Si l'on compare les blastules aux morules on constate que dans les blastules, c'est l'ectoblaste qui est d'abord en place puisqu'il correspond au blastoderme d'origine alors que chez les morules le massif cellulaire plein qui reste en place correspond à l'endoblaste, cependant qu'à la périphérie s'individualise une assise ectodermique : il en est du moins ainsi dans



les embryons de *Turritopsis* et des Tubulariidées que nous avons étudiés ; chez les Filifères à gonophores, *Hydractinia* par exemple. VAN de VYVER (1968) a décrit dans la morule des remaniements cellulaires de plus grande envergure.

Les phénomènes qui se déroulent au cours de la mise en place de l'endoblaste, dans les morules étudiées, sont étrangement analogues à ceux qui ont lieu dans les embryons des Siphonophores. Nous avons nous-mêmes observé le développement de *Muggiaca kochi*, et des observations similaires ont été faites sur *Lensia conoïda* et *Forskalia edwardsi* par CARRE (1967) à Villefranche. Chez ces Siphonophores la segmentation forme une larve "siphonule" qui équivaut à une morule allongée. Sur coupes histologiques, on voit très bien, que les cellules sont les plus petites dans la région périphérique et que, très vite, s'individualise une assise très régulière qui sera l'ectoderme. Cet ectoderme chez les Siphonophores ne se forme que sur un côté de l'embryon (CARRE, 1967).

### III - CONCLUSION :

Par ces quelques investigations sur les Hydroméduses et avec l'appui des données obtenues chez les formes à gonophores, nous avons pu compléter les connaissances acquises sur la formation de l'endoblaste chez les Hydrozoaires et aussi, revoir la classification des modes de gastrulation qui avait pu être établie, notamment par DAWYDOFF (1928) et PFLUGFELDER (1957), dans leurs traités respectifs d'embryologie des Invertébrés. C'est dans les blastules que se présente la plus grande diversité de processus, mais nous estimons que finalement les phénomènes de gastrulation peuvent se rapporter à un même mécanisme. Si on laisse de côté les modes originaux et exceptionnels tel celui qui caractérise l'embryogenèse de *Liriope*, on voit qu'il s'agit pour la majorité des cas de migrations cellulaires, c'est-à-dire de déplacement vers l'intérieur des cellules du blastoderme, que celles-ci aient ou non augmenté en nombre par des mitoses préalables, même si ces déplacements cellulaires sont compliqués par une délamination ou par des mouvements ressemblant à ceux de l'épibolie décrite chez *Hydra* (BRIEN, 1965) et *Steenstrupia* (BCDO, 1968).

Dans les morules des Tubulariidées et de *Turritopsis* (Filifère) les mécanismes de gastrulation sont plus homogènes ; il y a en quelque sorte "création sur place", sans mouvement de cellules, de l'assise ectodermique, pendant que l'endoblaste reste immobile.

Il est intéressant de voir que la classification d'après les modes de "gastrulation" se superpose à la classification systématique. En effet, il s'avère que la mise en place de l'endoblaste suit généralement le même processus au sein d'un grand groupe donné : soit, pour mémoire, migration unipo-



laire dans la blastule des Filifères à méduses (une seule exception *Turritopsis*)  
délamination morulaire chez les Filifères à gonophores, migration multipolaire  
dans les blastules de tous les Thécates, migration et délamination de coeloblas-  
tules chez la plupart des Capités Corynités, infiltration cellulaire complexe  
dans les sterroblastules des Limnoméduses, et de *Cladonema* (Capités). Parfois  
cette classification échappe à l'ordre systématique établi, pour suivre des  
critères d'ordre écologique, comme en témoigne l'étonnante convergence qui  
existe dans le développement embryonnaire de *Cladonema* et celui des Limnoméduses  
en particulier *Gonionemus* : ces deux genres appartenant à des groupes systé-  
matiques très différents ont le même type d'oeufs, et une sterroblastule où  
ont lieu les mêmes phénomènes de mise en place de l'endoblaste ; elles  
vivent strictement dans les mêmes conditions écologiques (dans les algues  
du genre *Laminaria*, voir chapitre I). Ainsi, l'espèce *Cladonema* qui fait  
exception dans son groupe par son écologie fait aussi exception par son  
embryogenèse (BODO, 1970).

On voit finalement, qu'il existe chez les Hydroméduses un grand nombre  
de possibilités dans les mécanismes présidant à l'établissement de la diblastie  
après la segmentation ; cette diversité, qui est propre au groupe des Hydro-  
zoaires, constitue un caractère important sur lequel nous reviendrons dans  
la conclusion générale de ce travail.



## C H A P I T R E    I V

---

### DIFFERENCIATION CELLULAIRE, STRUCTURE DES LARVES PLANULES ET ACTINULES, FIXAIIION ET METAMORPHOSE

On sait que les larves des Hydroïdes sont de deux types différents selon qu'elles appartiennent aux Hydroméduses ou aux formes à gonophores ; ce sont les planules et les actinules: les planules sont en général formées, à partir d'une morule chez les formes sessiles, à partir d'une blastule chez les Hydroméduses ; les actinules appartiennent uniquement aux Capités Tubulariidés et sont formées à partir de morules, chez les formes sessiles comme chez les Hydroméduses.

Les larves planules sont des larves allongées, vermiformes et ciliées généralement très mobiles ; les actinules sont plus grosses, en forme de petit polype court et renflé, tentaculé, non cilié et peu mobile. L'un et l'autre de ces organismes sont autonomes, vivant des réserves embryonnaires jusqu'à ce qu'il y ait, après fixation à un substrat, une transformation en polype avec ouverture d'une bouche.

L'embryon de l'espèce *Corymorpha* est un cas particulier que nous traiterons avec les actinules ; l'embryon de *Liriope tetraphylla* (comme celui des autres Trachyméduses connues) doit être considéré à part : il n'est ni une planule, ni une actinule mais une blastule particulière qui se transforme directement en une méduse (REES, 1953, METSCHNIKOFF, 1886).

Si l'on possède quelques données concernant les phases de la segmentation et de la gastrulation des larves d'hydroïdes, celles relatives à la structure des larves bien différenciées sont beaucoup plus succinctes ; ceci est dû au fait que l'observation in toto, même en transparence, ne suffit plus à ce stade et que des coupes fines et des colorations deviennent nécessaires à partir du moment où se fait la mise en place de l'endoblaste. En outre, les



## C H A P I T R E    I V

---

### DIFFERENCIATION CELLULAIRE, STRUCTURE DES LARVES PLANULES ET ACTINULES, FIXAIIION ET METAMORPHOSE

On sait que les larves des Hydroïdes sont de deux types différents selon qu'elles appartiennent aux Hydroméduses ou aux formes à gonophores ; ce sont les planules et les actinules: les planules sont en général formées, à partir d'une morule chez les formes sessiles, à partir d'une blastule chez les Hydroméduses ; les actinules appartiennent uniquement aux Capités Tubulariidés et sont formées à partir de morules, chez les formes sessiles comme chez les Hydroméduses.

Les larves planules sont des larves allongées, vermiformes et ciliées généralement très mobiles ; les actinules sont plus grosses, en forme de petit polype court et renflé, tentaculé, non cilié et peu mobile. L'un et l'autre de ces organismes sont autonomes, vivant des réserves embryonnaires jusqu'à ce qu'il y ait, après fixation à un substrat, une transformation en polype avec ouverture d'une bouche.

L'embryon de l'espèce *Corymorpha* est un cas particulier que nous traiterons avec les actinules ; l'embryon de *Liriope tetraphylla* (comme celui des autres Trachyméduses connues) doit être considéré à part : il n'est ni une planule, ni une actinule mais une blastule particulière qui se transforme directement en une méduse (REES, 1953, METSCHNIKOFF, 1886).

Si l'on possède quelques données concernant les phases de la segmentation et de la gastrulation des larves d'hydroïdes, celles relatives à la structure des larves bien différenciées sont beaucoup plus succinctes ; ceci est dû au fait que l'observation in toto, même en transparence, ne suffit plus à ce stade et que des coupes fines et des colorations deviennent nécessaires à partir du moment où se fait la mise en place de l'endoblaste. En outre, les



quelques indications un peu détaillées dont nous disposons sur la structure histologique des embryons ne se rapportent qu'aux espèces à gonophores : il s'agit en premier lieu d'une étude de la planule de *Gonothyrea loveni* (Campanulariidées) faite par WULFERT en 1902. C'est la première étude faite sur coupe histologique et le dessin de la planule publié par cet auteur a très souvent été reproduit dans les différents traités parus sur le développement des Hydroïdes (en particulier ceux de DAWYDOFF et de KÜHN. On reconnaît sur ce dessin devenu classique, les deux feuillets bien distincts, une ciliature ectodermique, quelques cellules glandulaires, des nématocystes ectodermiques, des cellules dites sensorielles et des cellules dites ganglionnaires.

Un autre document intéressant, plus précis et plus récent, a été publié par MERGNER (1957) : c'est l'étude complète du développement embryonnaire de *Eudendrium ramosum* (Eudendriidée). L'auteur donne de nombreuses illustrations des différents stades larvaires ; on remarque en particulier dans la structure de la jeune planule un foyer de cnidogenèse endodermique, des cellules glandulaires et des cellules dites sensorielles de deux sortes. L'auteur montre également le passage de la planule au polype complet définitif.

Enfin (voir chapitre premier) une révision sérieuse de la structure des larves des Athécates et des Thécales à gonophores a été entreprise récemment par LACASSAGNE (1957) et surtout par VAN de VYVER (1968). C'est ainsi que l'on sait (VAN de VYVER, 1968) que les tissus ectodermiques et endodermiques des larves planules et actinules se différencient lentement et simultanément et édifient une structure didermique nette ; que les deux feuillets sont toujours séparés par une lame de mésoglée et qu'au sein de ces deux tissus, l'un ectodermique et l'autre endodermique, peuvent se différencier des cellules glandulaires de plusieurs catégories, des nématoblastes et des cellules interstitielles : ces dernières correspondent vraisemblablement aux cellules sensorielles ou ganglionnaires des anciens auteurs, et sont en fait des cellules qui demeurent à l'état embryonnaire.

Pour plus de commodité dans la description des différents stades du développement des planules, on considérera séparément trois régions : antérieure, médiane et postérieure, compte tenu du sens de la locomotion des larves. Dans les actinules, nous distinguons des zones identiques, mais définies par rapport à la position dans l'eau de l'embryon, soit les régions inférieure, médiane et supérieure.



N.B. : Il faut noter ici que dans un précédent travail (BODO, 1968) et sur l'exemple de VAN de VYVER, nous avions appelé "antérieure" et "postérieure" les régions supérieure et inférieure des actinules ; cela était impropre à notre avis puisque les actinules ne se déplacent pas par elle-même et, restant verticales, n'ont ni "avant", ni "arrière". En définitive il faut retenir pour ce qui suit que le pôle antérieur des planules correspond au pôle inférieur ou aboral des actinules, qui est aussi la région de la fixation au substrat, alors que la région postérieure des planules, correspondant aussi à la région supérieure des actinules est toujours la future région hypostomiàle ; ainsi les larves peuvent finalement être clairement définies par la désignation d'un pôle oral et d'un pôle aboral.

Il paraissait intéressant d'étudier histologiquement la structure des embryons issus des Hydroméduses, de la comparer à celle déjà connue pour les autres formes et de voir si elle correspondait au même schéma final, bien que leur mode d'édification soit le plus souvent différent. Il fallait essayer d'éclaircir certains problèmes de différenciation cellulaire, tels ceux de l'existence et de l'origine du cnidome, de l'existence et de l'origine des cellules interstitielles, du rapport entre celles-ci et le cnidome, de la formation des divers types de cellules glandulaires et leur rôle dans l'embryogenèse.

Les indications que nous donnons ici sur l'histologie des planules sont toutes nouvelles sauf en ce qui concerne *Phialidium hemisphericum*, pour laquelle nous ajoutons quelques précisions à l'étude de LACASSAGNE (1957).

## II - OBSERVATIONS PERSONNELLES :

Les larves planules et actinules que nous décrivons dans ce travail n'ont pas la même valeur par rapport au cycle de développement de l'espèce, malgré une évidente analogie de structure. La planule correspond à une phase larvaire qui redonne un polype après une phase de différenciation plus ou moins complexe selon l'espèce, alors que l'actinule est déjà un petit polype qui subira des métamorphoses avant de revêtir la forme adulte "définitive". Nous rapporterons donc souvent séparément les résultats des observations concernant ces deux types de larves.

Après qu'a eu lieu la segmentation et la mise en place de l'endoblaste, les larves deviennent les préplanules et les préactinules (voir chapitre III et TEISSIER, 1931) où l'on distingue seulement deux types de cellules homogènes qui vont se différencier. Les tissus de ces jeunes larves vont subir des changements lents et progressifs et différentes catégories cellulaires vont apparaître, parallèlement à un changement de comportement de la larve. Cette différenciation se propage selon un gradient défini et constant pour toutes les larves : ce gradient de différenciation cellulaire



est antéropostérieur dans les planules, de haut en bas pour les actinules, par rapport à l'orientation "naturelle" que nous avons adoptée ici. Les arrangements tissulaires de l'endoblaste sont toujours plus tardifs que ceux qui se réalisent au sein de l'ectoblaste et ceci est dû en particulier à l'encombrement important du cytoplasme endoblastique par les réserves vitellines.

Nous décrirons successivement, pour chaque type de larves, la formation et l'évolution dans chaque catégorie cellulaire, après avoir rappelé la structure générale des assises ectoblastique et endoblastique.

#### 1 - Arrangements général des tissus de l'ectoderme et de l'endoderme.

Les cellules des deux feuillets (ectoblastique et endoblastique) dans les planules et dans les actinules s'agencent en deux épithéliums de type palissadique : les cellules de l'ectoderme sont étroites, hautes et très serrées, formant un tissu typique très régulier ; les cellules de l'assise interne sont toujours plus arrondies, de structure hétérogène et très riches en vitellus.

A des moments du développement variables selon les espèces et parfois très tardivement comme chez les Capités ou chez *Gonionemus* (Limnoméduses) (Fig. 10) apparaît la mésoglée dans la région basilaire des deux feuillets, sous forme de lame anhiste intervalée entre l'ectoderme et l'endoderme. Cette mésoglée est parfois assez épaisse surtout dans les actinules, (fig. 10), et toujours très colorable. De part et d'autre de cette lame, au bord de chacun des deux feuillets, peuvent apparaître aussi de petites fibres lisses qui jouent un rôle dans la contractilité et la motilité de la larve (la contractilité des larves, et surtout des planules, peut être mise en évidence : par exemple par contact chimique ou physique). Les fibres lisses sont facilement repérables grâce à l'hématoxyline, elles sont plus abondantes du côté de l'endoderme où elles se forment en premier lieu.

#### 2 - Cellules glandulaires ectodermiques :

##### A/ Planule : (fig.11 )

Dès que l'endoblaste est en place et que l'épithélium se régularise, les premières traces de sécrétions apparaissent dans le tissu ectodermique. Il existe deux types de sécrétion ectodermiques larvaires et toutes les planules connues chez les Thécales et les Athécales possèdent



au moins un de ces deux types dans leur ectoderme alors que les larves des Limnoméduses sont dépourvues de l'un et l'autre de ces deux types d'éléments glandulaires. Tel est en tout cas les résultats des observations faites jusqu'à ce jour par LACASSAGNE, 1961, VAN de VYVER, 1966, BODO et BOUILLON, 1968).

a) Formation des cellules glandulaires ectodermiques : Au début de la différenciation, quand la larve est encore au stade dit de "gastrula", toutes les cellules ectodermiques sont identiques et rangées en un épithélium de type palissadique. Leur noyau est central et tous les noyaux sont ainsi régulièrement alignés. Ensuite, au cours de la différenciation, le noyau de certaines cellules ectodermiques migre vers la partie basale de la cellule (celle appliquée contre le feuillet interne). Dans la partie apicale de ces cellules ectodermiques, on voit, dès ce stade, apparaître également une zone sécrétrice qui en s'étendant va refouler de plus en plus le noyau vers la région basilaire. Ces cellules se trouvent ainsi transformées en cellules sécrétrices spécialisées. Au terme de cette différenciation elles se présentent comme des ampoules allongées souvent très renflées avec une base étroite qui contient le noyau. La région supra-nucléaire de la cellule contient le produit de sécrétion, le noyau est alors complètement écrasé contre le feuillet sous-jacent et prend un aspect particulier dit picnotique : petit, anguleux et très difficile à différencier lors des colorations à l'hématoxyline avec différenciation à l'alun de fer, (fig. 9 ).

La sécrétion des cellules ectodermiques ainsi transformées se présente sous forme finement granuleuse, écumeuse, contenue dans de multiples vacuoles irrégulières qui laissent entre elles une trame cytoplasmique lâche peu définie. La sécrétion, d'aspect muqueux, s'écoule sur les parois de la larve. Ces cellules glandulaires ectodermiques ont de grandes affinités morphologiques avec celles du type spumeux défini pour l'Hydre d'eau douce par SEMAL-VAN-GANSEN (1954) et décrit par BOUILLON (1957, 1963, 1966) dans le feuillet endodermique des polypes et des Hydroméduses.



Un deuxième type de sécrétion glandulaire apparaît dans l'ectoderme des planules de quelques espèces ; ces cellules se différencient là encore aux dépens de cellules banales. Ce sont des cellules longues et étroites qui contiennent de nombreuses petites vacuoles renfermant chacune de petits granules sphériques particulièrement phloxinophiles. Le noyau de ces cellules, difficilement repérable, garde une position médiane, et, de part et d'autre de son emplacement, la sécrétion a le même aspect. Ces cellules glandulaires, par la forme et le mode sécrétoire, s'apparentent aux cellules du type sphéruleux hypostomial et oral décrits chez les Hydroïdes et les Hydroméduses par BOUILLON (1966).

- b) Nature des sécrétions glandulaires ectodermiques : Grâce à quelques tests histochimiques, nous avons pu mettre en évidence la nature des sécrétions ectodermiques de type spumeux et sphéruleux des larves étudiées, (voir tableau, fig. 14).

En ce qui concerne les cellules du type spumeux, la coloration en bleu de Prusse intense des sécrétions avec le bleu Alcian sans oxydation préalable démontre leur nature mucopolysaccharide acide. Ces résultats concordent avec leur faible réaction au P.A.S. En outre, la présence de groupements sulfatés est démontrée par la métachromasie au bleu de toluidine (pH 4) et est confirmée aussi par la coloration violette avec la fuchsine aldéhyde sans oxydation. BONNER (1965) dans une courte note a décrit l'apparition et l'évolution de ces polysaccharides dans l'ectoderme de la larve de *Phialidium gregaricum* : les sécrétions de ces cellules spumeuses ne réagissent pas au test des protéines, elles sont constituées de mucopolysaccharides acides sulfatés.

En ce qui concerne les cellules du type sphéruleux nous avons pu vérifier la nature mucoprotéinique neutre de telles sécrétions : en effet les produits élaborés par les cellules réagissent vivement au P.A.S., ne réagissent pas au bleu Alcian sans oxydation préalable et ne présentent pas de métachromasie avec le bleu de Toluidine (pH4) le test de la benzidine tétrazotée montre une réaction positive qui indique que les sécrétions contiennent l'un ou plusieurs des sept acides aminés suivants : proline, arginine, tyrosine, tryptophane, cystéine, lysine, histidine.



La présence de groupements sulfhydriles est confirmée par la réaction au R.S.R. et au DDD et par le test de CHEVREMONT FREDERIC ainsi que par les tests signalétiques de l'alun de chrome et du SCHMORL. Les techniques de mise en évidence des groupes SS ont donné des résultats peu concordants (voir tableau, fig. 14).

Ainsi tous les résultats que nous venons de citer confirment les analogies morphologiques observées entre ces cellules glandulaires larvaires et les types qui leur correspondent dans le polype de la méduse.

#### c) Répartition des cellules glandulaires ectodermiques.

Les cellules spumeuses, quand elles existent, c'est-à-dire dans toutes les planules des Thécates (et des Athécates) se trouvent réparties dans l'ectoderme sur tout le corps des larves et notamment dans la région antérieure. Cependant, la répartition de ces cellules spécialisée varie d'une famille à l'autre et même d'un genre à l'autre comme nous le verrons plus loin à propos des Campanulidées par exemple.

Chez les Thécates, les cellules glandulaires spumeuses sont le plus souvent bien développées et ne peuvent échapper à l'observation : même in toto et sur le vivant, on peut remarquer de petites loupes réfringentes à la surface des larves. Elles sont en général exclues du pôle postérieur où sont normalement accumulés les nématoblastes. Elles forment souvent un bouton antérieur très net comme c'est le cas chez *Obelia*, et aussi (LACASSAGNE, 1960) chez *Nemertesia* et *Dynamena* : là il ne reste presque plus de cellules banales, presque toutes étant transformées en cellules glandulaires. Chez *Phialidium*, au contraire, ainsi que chez *Phialella* et *Eutima* et *Laodicea*, les cellules glandulaires spumeuses alternent à peu près régulièrement avec les autres cellules. On voit donc ici que bien qu'appartenant à la même famille, les planules du genre *Obelia* et celles du genre *Phialidium* présentent des différences quant à la répartition des cellules spumeuses dans leurs tissus ectodermiques.

Chez les Filifères que nous avons étudiés, les cellules spumeuses sont toujours peu nombreuses et espacées sur tout le corps de la larve, il en est ainsi de *Podocoryne*, *Koellikeria* et *Leuckartiara* où l'ectoderme est assez mince par rapport à l'endoderme et où ces cellules spumeuses



ont un aspect aplati. Dans la planule de *Turritopsis*, au contraire l'ectoderme est haut et les cellules spumeuses forment un bouton assez important dans la région antérieure, ailleurs, sur le corps de la larve, elles restent nombreuses sauf au pôle postérieur toujours colonisé par les nématocystes. Ainsi, la larve de *Turritopsis* à un stade avancé montre tout à fait la même structure que celle de *Clava* (VAN de VYVER, 1968), ce qui diffère nettement de ce que l'on peut voir sur le seul dessin de larve de *Turritopsis* publié par BROOKS et RITTENHOUSE (1907), qui malgré sa précision ne montre aucune cellule ectodermique spécialisée.

Dans les larves de Capités que nous connaissons, les cellules spumeuses sont presque exclusivement réunies au pôle antérieur. Tel est le cas des larves de *Sarsia eximia* et de *Dipurena ophiogaster* où la formation glandulaire antérieure est typique (fig.9bis). Il s'agit là d'un bouton très large qui donne à la région intéressée un aspect particulièrement boursouflé. La comparaison avec l'enflure provoquée par un abcès dans un épiderme donne l'image exacte de cette formation. Un tel "bouton" est différent de celui que nous venons de décrire chez les planules de Filifères comme celles de *Turritopsis* ou *Clava* (VAN de VYVER, 1968). Nous précisons ici son mode de formation : on assiste, dans la préplanule de *Sarsia* et de *Dipurena*, à une multiplication de l'assise ectodermique de la région antérieure qui s'épaissit alors et prend la forme renflée d'un bouton. Parmi les cellules de ce bouton, nombre d'entre elles vont s'allonger et prendre la forme de fuseau : ce sont ces cellules que l'on peut qualifier "d'internes" qui deviennent des cellules sécrétrices spumeuses tandis que les autres cellules, périphériques, restent bien ordonnées.

Dans la larve de *Cladonema* (fig. 9 ), le développement des cellules spumeuses est moins spectaculaire que chez *Sarsia* et la structure des larves est identique à celles des larves de *Coryne* (VAN de VYVER) ou d'*Eleutheria* (BOUILLON et VAN de VYVER, 1969) : où il n'y a pas la même disproportion entre la région antérieure et la région postérieure.



Les cellules glandulaires sphéruleuses sont toujours plus rares que les précédentes, et même, n'existent pas dans toutes les espèces. Ainsi, elles n'existent pas dans les planules des Filifères et nos observations confirment sur ce point celles de VAN de VYVER (1968). Ces sécrétions sphéruleuses ectodermiques, au contraire existent chez presque tous les Capitées sauf chez *Cladonema* où aucune coloration n'a pu nous permettre de les mettre en évidence. *Cladonema* a bien des égards se comporte d'ailleurs comme une exception (voir chapitre III).

Parmi les larves des Thécates, la présence des sphéruleuses est irrégulière ; elles ne semblent pas exister dans certaines familles, ainsi nous ne les avons pas repérés dans les larves de *Phialella* ni dans celles d'*Eutima* ou de *Laodicea* ; par contre elles sont nombreuses et bien développées chez les Campanulariidées comme l'illustre l'étude des planules de *Phialidium* et *Obelia*. Nous les retrouvons dans les larves d'autres thécates tels *Laomedea* (LACASSAGNE, 1957) les a vues chez *Aglaophenia*, *Plumularia*, *Dynamena*. C'est dans la larve d'*Obelia* qu'elles sont le mieux représentées : d'abord au pôle antérieur où elles entourent le bouton de cellules spumeuses et aussi sur tout le corps de la larve où elles alternent avec les cellules spumeuses. Les larves de toutes les méduses (Thécates ou Athécates) que nous avons étudiées possèdent au moins un type de cellule glandulaire différencié à partir de cellules ectodermiques banales. Nous observons par contre aucune structure glandulaire de ce genre dans le larve de *Gonionemus* où les seules sécrétions élaborées dans la larve sont représentées par de nombreux petits granules apicaux très colorables situés à la périphérie des cellules ectodermiques. Les mêmes granules sont observés dans les embryons des espèces *Limnocyda*, *Craspedacusta* et chez *Hydra*, et cela peut être un argument de plus permettant d'intégrer *Hydra* dans le groupe des Limnopolypes .

d) Rôle des sécrétions glandulaires ectodermiques :

Les cellules glandulaires ectodermiques présentes dans les larves planules de la plupart des Hydroméduses sont uniquement larvaires, et leurs sécrétions servent dans la fixation au substrat ; en effet, aucune trace de ces sécrétions ne subsiste après que la larve est devenue polype. Dans le cas où il existe à la fois des sécrétions



spumeuses et des sécrétions sphéruleuses, les premières sont toujours abondantes et émises très tôt avant les autres. Dans de nombreux exemples on voit que les cellules spumeuses sont vidées de leur contenu alors que les cellules sphéruleuses sont à peine différenciées. VAN de VYVER (1968) à propos de *Clava* a bien décrit le comportement des larves planules au moment de leur fixation. En fait, cet exemple peut servir de référence puisque la plupart des planules ont le même comportement vis-à-vis du substrat : nous remarquons effectivement que les sécrétions sphéruleuses ne sont lâchées qu'au moment de la fixation au substrat. Dans le cas où les deux sécrétions existent, il n'est pas douteux que l'association de ces deux produits forment un ciment de fixation puissant : ceci est très bien illustré par ce que nous observons à propos de la fixation de la larve de *Sarsia eximia*, (fig. 10).

Déjà, en 1884, BROOKS avait parlé de "ciment" à propos de la fixation de la planule d'*Eutima* ; cette observation est précieuse quand on sait qu'il faut attendre ensuite les travaux de BRINLEY (1965) sur la fixation des larves planules.

Il arrive que, dans les conditions de nos élevages, des planules ne se fixent pas, elles peuvent alors survivre très longtemps, jusqu'à trois ou quatre semaines. Les sécrétions ne sont alors que peu ou pas émises à l'extérieur et les cellules glandulaires s'hypertrophient nous avons observé cette hypertrophie dans les planules d'*Obelia* et surtout de *Podocoryne* : l'on voit les cellules spumeuses à l'état d'énormes loupes pleines de mucus.

## B - Actinule (fig. 12)

### a) Formation

Les cellules glandulaires du type spumeux n'existent pas dans l'ectoderme des larves actinules. Les seules sécrétions que nous repérons ressemblent à celles du type sphéruleux de l'ectoderme des planules ; elles apparaissent dans la région inférieure (aborale) de l'actinule, et à partir de cellules banales. Cette région est large et très arrondie, les cellules y sont hautes et leur noyau est refoulé vers la région basilaire à mesure que la sécrétion les occupe. A la différence



de ce qui se passe dans le tissu ectodermique des planules, ici, ce sont toutes les cellules banales de la région ectodermique intéressée qui se transforment en cellules sécrétrices (fig.10 ). Enfin l'aspect même de ces sécrétions diffère un peu de celui décrit dans les planules et dans les organismes adultes, polype et méduses, (BOUILLON, 1967) : les sphérules sont relativement gros et ne sont pas contenus dans des vacuoles.

b) Nature :

Les tests histochimiques effectués sur la larve d'*Hybocodon* donnent les mêmes résultats que ceux relatés par VAN de VYVER (1968) pour *Tubularia* et *Parypha*. Ainsi la faible réponse positive au P.A.S. montre la présence, en petite quantité, de polysaccharides neutres, alors que la non réaction à la coloration au bleu alcian sans oxydation prouve l'absence de mucopolysaccharides acides. Enfin le test de la benzidine tétrazotée, très nettement positif pour ces sécrétions, démontre la présence d'un ou de plusieurs des sept acides aminés déjà cités à propos des planules soit : arginine, proline, cystéine, tryptophane, tyrosine, lysine et histidine, (voir tableau, fig.14 ).

Le peu de matériel dont nous disposions quant aux actinules d'*Ectopleura* et *Hybocodon* ne nous a pas permis d'essayer d'autres tests histochimiques.

c) Répartition et rôle :

La présence de cellules glandulaires sphéruleuses ectodermiques dans la région aborale des actinules est constante : nous les observons chez *Hybocodon* et *Ectopleura* tout comme VAN de VYVER les décrit dans les actinules de *Tubularia*, *Parypha*, *Arum* et *Margelopsis* ; c'est cette formation glandulaire sphéruleuse caractéristique de la région aborale des actinules que cet auteur a appelé "bouton adhésif postérieur" et qui correspond effectivement à la région par laquelle l'actinule, lorsqu'elle se fixe, adhère au substrat, (fig.13is).

d) Cas de *Steenstrupia* :

Nous assimilons l'embryon de *Steenstrupia* à une actinule, mais il en diffère par le fait qu'il ne possède aucune cellule glandulaire spécialisée ; on constate seulement la présence dans l'ectoplasme des cellules ectodermiques de la région médiane, de nombreux granules très fins et très colorables, comme nous l'avons vu pour la planule de *Gonionemus* et celle de *Limnocnida* (BOUILLON, 1957). Tout ce que nous



révèle les colorations et les tests est une grande richesse en liaison S-H dans de telles sécrétions (fig.10 bis).

### 3 - Autres types de sécrétions glandulaires

#### A - Sécrétions glandulaires digestives endodermiques

Les deux sortes de sécrétions dont nous venons de parler sont exocrines et ont un rôle dans la fixation de la larve, or, dans l'endoderme des larves planules et actinules, à un stade assez avancé, et parfois seulement lorsque la larve est fixée au substrat, peuvent apparaître des sécrétions qui ont un rôle dans la digestion au stade polype. Il s'agit de cellules sécrétrices appartenant aux types de sécrétion dits "hypostomial spumeux", "hypostomial sphéruleux" et "stomacal spumeux", (BOUILLON, 1965).

Ces sécrétions glandulaires digestives endodermiques n'appartiennent plus au stade larvaire et dépassent un peu le cadre de ce travail ; nous devons cependant les mentionner car, dans certains cas, elles sont formées précocement au stade planule. C'est ce que nous observons dans les planules de *Sarsia* et dans les actinules d'*Hybocodon* et d'*Ectopleura*.

#### B - Cellules dites "granuleuses" :

Nous appellerons ainsi les formations particulières qui existent dans les tissus des planules de *Phialidium* âgées de plusieurs jours (fig. 9 ). Il s'agit de cellules dont le cytoplasme contient de gros grains irréguliers. Elles sont nombreuses, basophiles, et toujours bien visibles sur les préparations histologiques. De telles sécrétions en grains correspondent vraisemblablement à des déchets provenant de la digestion du vitellus de la larve. Ils répondent peu ou pas aux différents tests histochimiques classiques appliqués pour l'étude des sécrétions ; nous les qualifions de "grains d'excrétion" en attendant de préciser leur nature et leur rôle. Ces sécrétions en grains appartenant aux planules âgées de *Phialidium* existent à la fois dans les deux tissus, surtout dans l'endoderme, et seulement dans la région postérieure (ou "orale") des larves.

#### C - Remarque à propos de *Liriope* :

Cette Trachyméduse ayant un cycle de développement embryonnaire



particulier où la blastule se transforme directement en une petite méduse, il n'existe, à aucun stade du développement, de cellules glandulaires spécialisées avant l'apparition des cellules digestives du manubrium de la méduse adulte, (fig.6bis).

#### 4/ Cellules interstitielles :

##### A - Planules : (fig. 11)

Dans certaines planules qui ont atteint un assez haut degré de différenciation cellulaire (celles dont les sécrétions glandulaires sont bien développées et dont les nématocystes ont commencé à migrer dans l'ectoderme), on voit apparaître dans l'endoderme, coincées entre les cellules endodermiques banales et la mésoglée, de petites cellules arrondies ou polygonales possédant un très gros noyau pourvu d'un nucléole partiellement volumineux. Ces cellules très basophiles sont très facilement repérables aux diverses colorations, elles sont mises en évidence en particulier par une coloration au bleu de Toluidine à pH 9.

Au cours du développement ultérieur, ces cellules conservent un aspect embryonnaire et ne peuvent se confondre avec aucune autre. Elles sont identiques aux cellules dites interstitielles décrites dans les tissus de l'Hydre (SCHULZE 1871, BRIEN, 1951) et aussi dans les tissus et le stolon de nombreux polypes. Elles ont été retrouvées dans les tissus de certaines planules par VAN DE VYVER (1968).

Nous observons des cellules interstitielles dans les tissus de planules de Leptoméduses. Dans les larves de *Phialidium* et d'*Obelia*, elles sont très nombreuses ; elles apparaissent d'abord dans l'endoderme de la région antérieure de la planule, puis, chez la larve âgée, dans l'ectoderme. Dans les planules des autres Thécates non Campanulariidés telles que *Phialella*, elles sont très rares, mais existent dans les deux tissus. Dans les larves des Filifères, elles sont également présentes mais apparaissent très tardivement, lorsque les larves ont déjà ralenti leur mouvement et cherchent à se fixer. Nous avons vu ces cellules interstitielles dans l'endoderme de *Podocoryne* comme VAN de VYVER (1968) dans celui de *Cordylophora*.



La précocité de différenciation des cellules interstitielles, leur abondance dans le feuillet endoblastique, leur apparition tardive et leur dissémination dans l'ectoderme, ajoutées au fait qu'à mesure que la larve vieillit, les cellules interstitielles endodermiques diminuent en nombre, (et vont même jusqu'à disparaître), alors que le nombre de ces éléments s'accroît en proportion dans l'ectoderme, sont autant d'arguments en faveur de l'origine endodermique du stock originel de cellules interstitielles et de leur migration ultérieure vers l'ectoderme.

Dans les planules des Capités, les cellules interstitielles n'existent cependant pas, même dans les tissus du jeune polype. Toutes ces données confirment celles de VAN DE VYVER (1968) qui note aussi l'absence de cellules interstitielles dans les larves de Capités tel *Coryne* et leur rareté chez les Filifères tels *Clava* et *Hydractinia*.

Nous discuterons du problème des cellules interstitielles de leur relation avec le cnidome dans un paragraphe ultérieur (Paragraphe 6).

#### B - Actinules : (fig. 12)

Les mêmes cellules dites "interstitielles" existent dans larves actinules d'*Hybocodon*. Elles ne s'individualisent que dans l'ectoderme en même temps que les premiers nématocystes. Nous n'avons pas vu de cellules interstitielles dans les larves d'*Ectopleura*, car nous ne disposons pas d'un matériel assez âgé. Dans les actinules des autres Tubulariidae, telles *Tubularia ceratogyne* et *Arum cocksi*, VAN DE VYVER (1968) a aussi décrit ces cellules embryonnaires dans l'ectoderme. C'est toujours dans la zone médiane ou inférieure des larves que se trouvent les cellules interstitielles.

#### C - Cas de *Steenstrupia* :

Dans l'embryon de *Steenstrupia*, il existe quelques cellules interstitielles. Elles sont logées uniquement dans l'ectoderme et dans la région médiane du corps de la larve. Nous les avons observées sur des embryons âgés déjà sortis de leur coque protectrice. (Fig. 10bis)

#### D - Cas de *Liriope* :

Il n'existe pas trace de cellules interstitielles dans l'embryon particulier de *Liriope*, qui est en fait déjà une méduse (voir RUSSELL, 1954).



## 5/ Cnidome

Les cnidocystes ont été observés dans un grand nombre de planules d'Hydrozoaires. Les auteurs anciens les ont décrits presque toujours dans le tissu ectodermique des planules et il revient à CLAUS (1882) d'avoir montré le premier l'existence de nématoblastes dans l'endoblaste et les migrations de ceux-ci vers le tissu externe où ils seront fonctionnels.

Les récents travaux de VAN DE VYVER (1968) sur les larves des Athécates montrent que le cnidome des planules est d'origine ectodermique et que celui des actinules est d'origine endodermique. Pourtant, NAGAO (1965) dans un travail également récent voit un cnidome endodermique dans les actinules des Athécates *Tubularia venusta* et *T. radiata*.

L'origine ectodermique ou endodermique des cnidoblastes (présents dans toutes les larves) pose un important problème, mais celui de la cnidogenèse même (ou développement des cellules urticantes), en pose de non moins délicats. Nous n'avons pas abordé ici ces questions qui demanderont le recours de la microscopie électronique.

### A - Formation :

#### a) Planules :

Nos observations sur l'évolution des larves planules nous montrent que l'apparition du cnidome est liée aux premiers phénomènes de différenciation cellulaire, sauf pour les Limnoméduses où la cnidogenèse n'est effective qu'au moment de la formation du jeune polype.

Dans les larves jeunes, on voit apparaître les premiers nématoblastes à la fin de la gastrulation, quand l'embryon est plein, et que la didermie est établie ; avant même que l'assise endodermique ne soit clairement ordonnée

Ce phénomène a lieu à peu près en même temps que le développement des premières cellules glandulaires spumeuses ectodermiques. Les jeunes nématoblastes sont très facilement différenciables comme WEILL (1934) l'a d'ailleurs décrit : leur capsule prend très vivement la plupart des colorants, par exemple au vert lumière lors du trichrome de PRENANT ou mieux encore de la fuchsine, lors de la coloration de GABE, (voir introduction).



C'est l'inverse dans les planules de *Gonionemus* et de *Limnocyda* (Limnoméduses) où la cnidogenèse est ectodermique et très tardive (BODO et BOUILLON, 1968).

#### b) Actinules

Dans les actinules d'*Hybocodon* et d'*Ectopleura*, la cnidogenèse apparaît, dès le stade "préactinule", uniquement dans le tissu ectodermique, (fig. 8 ). L'embryon grossit et devient plus globuleux et le premier indice de sa transformation en actinule est le rassemblement des nématoblastes en deux colliers qui entourent la larve à deux niveaux différents, l'un antérieur et l'autre postérieur. Le collier antérieur est plus précoce et devient vite un bourrelet épais où les cellules banales ectoblastiques sont écartées de l'endoderme et laissent place à des amas de nématoblastes. C'est au niveau de ce bourrelet qui fait office de réserve cnidoctaire que se forment les tentacules du premier verticille. L'autre collier de cellules urticantes est plus large mais moins épais. Précisons ici que si nos observations concordent avec celles de VAN DE VYVER (1968) sur le fait que la cnidogenèse est purement ectodermique dans les actinules, elles s'opposent à celles de NAGAO (1965) qui décrit, lui, une cnidogenèse endodermique pour les deux espèces qu'il a étudiées (*Tubularia venusta* et *T. radiata*).

#### c) Cas particuliers

- Steenstrupia : la cnidogenèse commence relativement tard dans l'embryon de cette espèce ; elle n'est active que dans la larve déjà éclosée, au moment où se forment les tentacules. C'est dans l'ectoderme de la région orale que les nématoblastes sont rassemblés, ils semblent exclus de la région dite "caudale" (BODO, 1969), (fig. 10 bis).
- Liriope : Lorsque dans la larve dite "diblastule" issue de la délamination du blastoderme, les deux blastules concentriques s'accolent par un pôle, il y a formation d'une plaque didermique dont la structure est à l'image de celle des tissus des planules et des actinules vues ci-dessus ; ce n'est qu'à partir de ce moment qu'apparaissent des cnidoblastes, à la périphérie de cette zone d'accolement et uniquement dans l'ectoderme (fig. 6bis).



## B - Répartition :

Les nématoblastes sont des organites mobiles qui ne sont pas fonctionnels là où ils se forment : ainsi les premières zones de cnidogénèse larvaire constituent-elles la réserve à partir de laquelle les cellules urticantes migrent.

a) Planules : nés dans l'endoblaste, les nématoblastes passent à travers les tissus et la mésoglée et vont dans l'ectoderme ; ils se groupent surtout dans la région postérieure de la planule ; cette région sera celle de la bouche et des tentacules où les nématocystes sont fonctionnels ; dans la majorité des planules, ils sont rares sur les flancs et à peu près exclus du pôle antérieur uniquement glandulaire. Dans les planules des Thécates, en particulier celles des Campanulariidées, *Obelia* et *Phialidium*, les nématocystes sont petits et très nombreux, toujours facilement observables. Dans les planules des Capités, *Cladonema*, *Sarsia*, ils sont gros mais peu nombreux (fig. 9&9bis).

b) Actinules : nés dans l'endoblaste, les nématoblastes, lorsqu'il s'agit de planules, nous l'avons vu naissent dans l'ectoderme. Dans les actinules ils sont groupés en deux régions bien délimitées, sous forme de colliers étroits entourant la larve. Les nématocystes restent exclusivement dans l'ectoderme, ils migrent, pour la plupart, vers l'extrémité des tentacules.

## C - Type de nématoblastes :

Il est difficile de se prononcer sur les types exacts auxquels appartiennent les cellules urticantes des diverses larves étudiées. La simple observation des préparations histologiques n'y suffit pas. Nos observations permettent seulement de dire que dans toutes les larves planules et actinules, pour une espèce donnée, tous les nématocystes, s'ils ne sont pas de même type, sont de même taille. C'est seulement dans la planule d'*Eutima gegenbauri* qu'il y a visiblement des nématocystes de deux calibres. Une étude ultérieure devra élargir le travail présenté ici, afin de voir quels sont les types de cnidoblastes que possèdent les larves et de quelle façon le cnidome larvaire s'apparente à celui du polype et de la méduse correspondant à chaque espèce.

## D - Rôle du cnidome :

Il est évident que les cellules urticantes, qui ont chez le polype et la méduse un rôle à la fois de défense et de capture des



proies, n'ont, dans la larve, qu'un rôle de défense contre d'éventuels prédateurs. Ils ne servent à la capture des proies qu'après la transformation, lorsque la bouche est ouverte.

N.B. : Toutes les observations que nous avons faites dans nos élevages, en mettant en présence des larves planules et d'autres organismes planctoniques, tels des *Sagitta* ou des méduses, montrent que les planules restent effectivement "inattaquées"!

#### 6/ Cellules interstitielles et cnidome :

Qu'elle se passe dans l'endoblaste ou dans l'ectoblaste, on a pu voir que la formation du cnidome est plus ou moins précoce selon les espèces, mais qu'elle se réalise avant l'apparition des cellules interstitielles ; de plus, dans les planules de Capités, il y a cnidogénèse malgré l'absence de cellules interstitielles dans les tissus de la larve. CES FAITS DEMONTRENT QUE LES CELLULES INTERSTITIELLES NE SONT PAS A L'ORIGINE DES CNIDOBLASTES DES LARVES D'HYDROZOAIRE, MAIS QU'ELLES SONT PLUTOT ISSUES DES MEMES ELEMENTS CELLULAIRES INDIFFERENCIÉS. C'est seulement plus tard dans le polype que les cellules interstitielles, seules restées à l'état embryonnaire, sont capables de fournir des nématocystes.

Qu'elle se fasse au sein de l'ectoderme ou dans l'endoderme, la formation des cellules interstitielles et des cnidoblastes a lieu, pour un groupe donné, dans le même feuillet. Cette origine tantôt ectodermique, tantôt endodermique des nématocystes et des cellules interstitielles, des larves d'Hydres, pose de nombreux problèmes, parmi lesquels celui de savoir auquel des deux feuillets rattacher ces éléments.

Pour les organismes adultes, les cellules interstitielles et les nématoblastes qui en dérivent très souvent sont principalement localisés dans le feuillet ectodermique, à l'exception de quelques espèces où la cnidogénèse s'effectue au sein de l'endoderme (p. ex. : les méduses de *Cladonema* et de *Rathkea*) (BOUILLON et WERNER, 1966). Toutefois, même dans de tels cas, les auteurs s'accordent pour reconnaître l'origine ectodermique des futurs éléments urticants. Quelle peut être, dès lors, la signification de l'origine endoblastique de ces deux types d'éléments embryonnaires dans la majorité des larves d'Hydres ?



On pourrait concevoir que, dans les larves, cellules interstitielles et nématoblastes se différencient d'une façon préférentielle au sein du feuillet endodermique pour des raisons stériques et de nutrition, ou encore que les deux feuillets de la planule ne sont pas exclusivement et définitivement orientés histologiquement lors de la gastrulation, c'est-à-dire que les éléments ectoblastiques sont entremêlés de cellules endoblastiques au sein du feuillet interne. Cette interprétation pourrait se produire lors des phénomènes de gastrulation : des éléments à valeur d'ectoblaste étant entraînés soit par migration (p. ex. : migration multipolaire qui s'ajoute au phénomène de délamination ou de migration unipolaire), soit par emboîtement des gradients ecto-endodermiques, visible chez certains Hydraires (voir BRIEN, 1965). Le problème reste posé, mais rappelons toutefois que même chez les Hydraires adultes, le feuillet endodermique est, dans certaines circonstances, capable de reformer des cellules interstitielles et des nématoblastes (DIEHL et BOUILLON, 1966).

Nous pensons en outre à titre d'hypothèse, pouvoir établir un rapport entre l'origine des cellules interstitielles et des nématoblastes, et le mode de mise en place de l'endoblaste. En effet, lorsque l'origine de ces éléments est endoblastique par exemple, il s'agit d'un embryon où la gastrulation se fait par migrations cellulaires avec déplacements ou remaniements plus ou moins importants des éléments cellulaires. Lorsque, au contraire, lors de la gastrulation, les feuillets apparaissent plus inertes, c'est-à-dire lorsque les deux assises se mettent en place directement sans qu'il y ait de migrations cellulaires (cf. Tubulariidées), on voit que cnidome et cellules interstitielles ont alors une origine ectodermique. On connaît dans le premier cas toutes les planules des Thécates et Athécates ; dans le second, les actinules des Tubulariidées et de *Steenstrupia*. *Liriope* serait un cas extrême : la délamination y laissent un ectoderme uniquement formé de la région ectoplasmique de chaque blastomère, et cette assise ectodermique est précisément celle qui engendre les nématoblastes.

*Gonionemus* échapperait, (ainsi que les autres Limnoméduses), à notre hypothèse, puisque le cnidogénèse y est ectodermique malgré d'intenses mouvements de cellules des 2 feuillets lors de la gastrulation.



Tout se passe comme si les cellules aux potentialités embryonnaires, capables de donner des nématoblastes et des cellules interstitielles, devaient posséder une part de l'ectoplasme des blastomères initiaux, or cette région n'est entraînée dans le feuillet interne que lorsqu'il y a des migrations cellulaires avec des mitoses d'axe tangentiel (exemple : *Sarsia*, *Phialidium*, *Liriope*).

## 7/ Rappel de la structure des larves.

Avant d'aborder l'étude de leur transformation en adulte, nous rappellerons la structure générale des larves complètement différenciées.

Nous traiterons séparément les planules et les actinules, puis les embryons de *Steenstrupia* et *Liriope*.

### A - Planules : (fig. 11)

Ce sont des organismes ovoïdes plus ou moins allongés de structure didermique. Dans la plupart, l'ectoderme contient des cellules sécrétrices d'une ou de deux sortes, et toujours de nombreux nématoblastes ; la répartition des nématoblastes d'une part, et celle des cellules glandulaires d'autre part, suivent des gradients inverses : les nématocystes restant groupés au pôle supérieur (oral), les cellules glandulaires étant au pôle antérieur (aboral). Les planules des Hydroméduses étudiées sont nageuses : en fait les cellules de l'épithélium ectodermique sont pourvues chacune d'un long flagelle.

Dans les planules, l'endoderme, ordonné plus tardivement que l'ectoderme, contient beaucoup des nématoblastes, sauf dans les larves des Limnoméduses où la cnidogenèse est ectodermique.

Les deux tissus, (ectoderme et endoderme), peuvent contenir des cellules interstitielles correspondant à caractère embryonnaire, excepté dans les planules des Capités et des Limnoméduses. Enfin, dans la plupart des planules, on peut distinguer trois régions : l'antérieure, la plus large, la région médiane et la région postérieure effilée. Les planules se fixent toujours par leur pôle antérieur. Seule *Gonionemus* possède une planule



où l'on ne distingue aucune région particulière ni axe de locomotion défini.

#### B - Actinules : (fig. 12)

Les embryons didermiques que sont les actinules ont une forme d'outre et possèdent trois parties distinctes : la région orale qui porte les tentacules ordonnés sur deux verticilles, la région médiane courte et riche en nématocystes, la région aborale qui est la plus développée. La morphologie des actinules est différente d'un genre à l'autre : depuis la forme trapue de la larve d'*Ectopleura* jusqu'à celle très effilée d'*Arum* (VAN DE VYVER, 1968). Néanmoins, la structure histologique est la même pour toutes. Les nématocystes sont formés et contenus uniquement dans l'ectoderme et regroupés en deux zones ceinturant l'embryon, l'une dans la région orale, l'autre dans la région médiane. On ne trouve pas, dans l'ectoderme, des actinules les mêmes sécrétions que dans celui des planules, mais uniquement, dans la région inférieure (aborale), un bouton glandulaire très développé. Celui-ci est formé de grosses cellules à sécrétion sphéruleuse d'un type qui reste propre aux actinules.

Planules et actinules possèdent toujours une mésoglée entre les deux feuillets.

#### C - Cas particuliers :

- a) *Steenstrupia* : Pour plus de commodité, nous assimilons souvent l'embryon de *Steenstrupia* à une actinule. Il s'agit plutôt de l'équivalent d'un petit polype que l'on est tenté d'appeler "hydrule". Cet embryon allongé ne reste pas libre, et, à peine éclos, après quelques reptations, il se fixe au substrat. Dans l'ensemble, la structure de l'embryon de *Steenstrupia* est la même que celle des actinules à cette différence près qu'il n'y existe pas de cellules sphéruleuses ectodermiques spécialisées. La cni-dogénèse et les cellules interstitielles y sont ectodermiques comme dans les actinules et les embryons des Limnoméduses.
- b) *Liriope tetraphylla* : Il n'y a pas de stade équivalent à celui de l'actinule ou de la planule dans le développement embryonnaire de cette Trachyméduse. Le stade intéressant à retenir est celui intermédiaire entre la blastule et la méduse qui se forme ensuite. C'est une "diblastule" (voir chapitre 2), c'est le premier stade



qui possède la structure didermique : cette "diblastule" comprend deux blastules concentriques, ces deux sphères s'accolent en un pôle et délimitent ainsi une zone de contact circulaire. C'est seulement à partir du moment de cet accollement que vont apparaître des nématocystes sur les bords de cette plage didermique et uniquement dans l'ectoderme. En même temps naissent les premiers tentacules, uniquement ectodermiques ceux-là, (fig.6bis).

## 8/ Fixation et transformation des larves.

### A - Planules : (fig. 13)

Parmi les espèces étudiées, nous avons pu voir d'intéressantes modalités dans les processus de fixation des larves planules. Pour une espèce donnée, la larve se fixe toujours de la même façon, et dans un même groupe ou une même famille, le mode de fixation est constant.

Entre la forme de planule et celle de polype qui en résulte, il y a des différences telles que le passage de l'une à l'autre nécessite encore une suite de transformations. Celles-ci peuvent se ranger en deux catégories principales : dans les deux premières, les planules se fixent, par le flanc ou par le pôle antérieur, et évoluent directement en polype par croissance en hauteur surtout. Dans la troisième catégorie, les larves s'aplatissent complètement sur le substrat, changent totalement de forme de telle sorte que le polype est une néoformation de la planule (DAWYDOFF, 1928).

#### a) Première catégorie :

Elle est illustrée par l'exemple de *Sarsia eximia* (fig.13b) la planule se fixe solidement au substrat par sa région antérieure grâce aux sécrétions ectodermiques spumeuses renforcées des sécrétions sphéruleuses. On voit très bien, en coupe, l'association de ces deux sécrétions qui soudent la larve au substrat. Après la fixation, on voit que toutes les cellules sécrétrices se sont vidées de leur contenu. La partie fixée s'élargit un peu pendant que tout le reste du corps de la planule s'allonge. A la partie supérieure (qui correspond au pôle postérieur de la planule), s'ouvre la bouche en même temps que croissent des tentacules, aux dépens des deux feuillets de cette région. La plupart des nématocystes réunis dans l'ectoderme postérieur dans la planule, se retrouvent dans les tentacules et surtout aux extrémités de ceux-ci où se forment les petits glomérules nématocytaires qui caractérisent



les Capités (fig.13 ). La cavité centrale de la planule devient la cavité gastrique du jeune polype ; autour de la bouche se différencient des cellules sécrétrices spumeuses et sphéruleuses hypostomiales endodermiques (cellules qui en général apparaissent déjà dans la planule âgée encore libre) ; plus tard, seulement, on repérera des cellules sécrétrices stomacales (BODO et BOUILLON, 1968).

Chez *Dipurena* et aussi chez *Gonionemus*, il y a quelques variantes ; la planule de *Dipurena* se fixe par le côté, et sa région postérieure se redresse, subissant ensuite la même évolution que chez *Sarsia*. Chez *Gonionemus*, il n'y a pas de pôles distincts dans la larve, ni de sécrétions spécialisées : la planule se fixe apparemment sans orientation particulière et évolue directement en un polype (fig.10 ).

b) Deuxième catégorie :

Elle est illustrée par les Thécates, à l'exception des Campanulariidées. Là, les planules se fixent par le flanc. L'extrémité antérieure de celles-ci s'allonge très rapidement en un fin stolon fortement collé au substrat ; pendant que la partie postérieure de la planule s'enfle, croît en hauteur, et se redresse verticalement. Les premiers tentacules de structure didermique), se forment alors et l'orifice hypostomial s'ouvre. On peut dire que la région qui représentait le corps de la planule initiale au moment de la fixation n'équivaut plus qu'à une très petite partie de l'ensemble, située entre le stolon et la base du polype. (c'est du moins ce qu'illustre parfaitement l'exemple de *Laodicea* (Thécates) (fig. 13 ).

c) Troisième catégorie :

Elle est illustrée par *Phialidium* (fig. 13 ) et *Obelia*. Une fois fixée : la planule subit un complet écrasement et prend une forme de lentille circulaire, aplatie contre le substrat. Une épaisse enveloppe très colorable recouvre cette lentille et constitue le périscarc du futur polype. En coupe, on peut suivre le remaniement histologique correspondant à cette métamorphose. Malgré l'aplatissement antéro-postérieur de la planule, on retrouve sa structure didermique ; seuls, certains éléments cellulaires ont subi quelques déplacements : les



nématocystes, en particulier, sont refoulés à la périphérie de la lentille. Une poussée endodermique perpendiculaire au plan du substrat provoque, au centre de la lentille, un soulèvement, et l'accroissement simultané des deux feuillets oeuvre ainsi à l'édification d'une petite colonne parfaitement didermique qui est le futur hydrocaule (fig. 13bis). L'hydroïde est ici une "néoformation" (DAWYDOFF, 1928) de la planule.

#### B - Actinules :

Exemple d'*Hybocodon* : l'actinule tout à fait différenciée se détache de la méduse-mère, subit une phase planctonique très courte avant de se métamorphoser. Elle se fixe, (comme toutes les actinules connues), par la région dite aborale : région arrondie et large qui comprend précisément des sécrétions ectodermiques sphéruleuses spécialisées. L'actinule une fois fixée s'allonge et les deux régions principales dites orale et aborale s'individualisent nettement, séparées par une région allongée. C'est la région aborale qui subit le plus fort allongement et devient le corps du polype, l'autre au contraire s'élargit et la bouche s'y ouvre après fixation, au substrat. On pouvait voir déjà dans l'actinule encore libre, des cellules sécrétrices endodermiques de type sphéruleux et spumeux dont le rôle est digestif.

#### C - Cas de *Steenstrupia*

La fixation au substrat de l'embryon de *Steenstrupia*, s'effectue comme pour les actinules, bien qu'il n'y existe pas les mêmes sécrétions ectodermiques sphéruleuses. Il existe seulement, dans l'ectoplasme de l'ectoderme, de la partie caudale, des granules de sécrétion qui, dans les conditions naturelles, doivent permettre à l'embryon de se coller aux particules de sable ou de graviers.

#### D - Remarque sur la fixation des larves

La fixation des larves planules ne s'obtient pas toujours facilement dans les conditions d'élevage. Lors de la présentation des espèces, nous avons précisé celles pour lesquelles nous avons observé le développement complet c'est-à-dire depuis la production



de l'oeuf jusqu'à la fixation et la transformation en polype, soit 13 espèces sur 19 (voir liste des espèces au chapitre 1). C'est avec les larves Filifères que nous avons rencontré le plus de difficultés et aussi avec la planule d'*Obelia*, les larves se fixant rarement dans nos élevages.

Lorsque, dans les conditions d'élevage, les larves ne se fixent pas, elles peuvent continuer à vivre très longtemps, en se déplaçant lentement sur le fond des récipients. Nous avons ainsi gardé vivantes des planules d'*Obelia* et de *Podocoryne* durant plus de trois semaines. Les planules de *Podocoryne* ainsi âgées montrent une hypertrophie des cellules glandulaires normales, qui, elles non plus, n'émettent pas leurs produits. Par contre, les planules d'*Obelia* peuvent présenter de nombreuses anomalies de forme, <sup>(Fig. 9bis)</sup> être sphériques ou contournées, et, plus fréquemment, multilobées, tout en gardant dans leur tissu la structure des planules normales. On observe en général dans de telles larves "vieillies", une surabondance de nématoblastes dans l'endoderme de telle sorte que nombre d'entre eux finissent par obstruer aussi la cavité centrale. VAN DE VYVER (1968) a observé des anomalies identiques pour les larves de *Clava*, où de très nombreux nématoblastes sont alors amassés dans la cavité centrale, où certains même peuvent être déjà dévaginés.

Tous ces phénomènes sont des anomalies, en élevage, chez les Thécates et Athécates, les planules, normalement, se fixent et deviennent polype. Chez la Limnoméduse *Gonionemus*, il existe un second aspect du cycle de reproduction : il arrive que les planules se fixent au substrat, mais sans se transformer. De telles larves s'allongent très fortement tout en subissant les mêmes différenciations histologiques que les autres. Tous les nématoblastes se rassemblent dans la région la plus effilée (postérieure) où les cellules sont hautes et étroites ; ailleurs, l'ectoderme est, au contraire, aminci. Le tissu endodermique reste partout très clair après la digestion vitelline, les cellules sont grandes et leur contour facilement discernable. Après quelques jours, on voit aussi se différencier des cellules sécrétrices endodermiques, difficiles à définir et qui, d'après les premiers tests classiques effectués, s'apparentent plutôt aux



cellules glandulaires spumeuses. L'étirement de ces larves est tel que les parois endodermiques sont presque en contact, supprimant la cavité centrale. Visiblement ces larves ne s'alimentent pas et nous ne les avons jamais vues se transformer.

Il est certain qu'il n'y a jamais transformation de planule en polype si la planule n'est pas fixée. La fixation apparaît donc comme un moment particulièrement important qui induit l'évolution en polype. Il en est autrement pour les actinules que l'on voit se transformer normalement même si elles n'adhèrent pas au substrat. Nous pensons qu'il y a un rapport entre le mode de fixation des larves et la répartition de leur sécrétion ectodermique. Ainsi comme on le constate celles qui se fixent exclusivement par le pôle antérieur sont celles qui possèdent le bouton glandulaire antérieur le plus caractéristique : *Sarsia*, *Dipurena*, *Phialidium*, *Obelia*.

### III - CONCLUSION :

Il est intéressant de vérifier que, chez les Hydrozoaires, s'établit dès le stade larvaire la structure diblastique qui caractérise les Cnidaires adultes, et de constater que la structure générale est la même pour toutes les larves planules ou actinules. Cette structure didermique s'établit après la segmentation grâce à des procédés de gastrulation divers, mais qui aboutissent tous aux mêmes résultats, et dont le principal correspond à des migrations de cellules.

La durée de cette mise en place de la structure didermique est variable selon les espèces : très rapide dans les coeloblastules des Thécates par exemple, (24 heures environ), elle est trois fois plus lente dans les sterroblastules (*Gonionemus*, *Cladonema*), où la structure tissulaire est très dense.

Dans les planules comme dans les actinules, c'est l'apparition du cnidome qui représente le premier indice de différenciation tissulaire. Dans les planules, cette cnidogenèse se fait en même temps que la spécialisation de cellules ectodermiques en cellules glandulaires spécialisées. Dans les actinules, l'apparition des sécrétions ectodermiques est tardive et d'un type différent

.../...



de ceux décrits dans les planules ("spumeux" et "sphéruleux"). Dans les deux cas les sécrétions glandulaires ectodermiques sont utiles à la fixation de la larve au substrat.

La répartition des cellules glandulaires ectodermiques est intéressante à observer : les larves de Limnoméduses en sont dépourvues, celles des Thécates et des Capités en possèdent deux types différents, alors que les larves des Filifères ne possèdent que des sécrétions du type spumeux.

Aussi intéressante que celle du cnidome est l'apparition des cellules aux potentialités embryonnaires dites "cellules interstitielles". On sait que les cellules interstitielles peuvent être dans les polypes et les méduses, à l'origine de la formation des nématoblastes ; mais nous avons pu voir que dans les larves des Hydroméduses, cnidome et cellules interstitielles étaient indépendants. Le cnidome existe toujours dans les embryons des Hydrozoaires alors que les cellules interstitielles sont absentes dans les embryons des Capités et très tardives dans ceux des Limnoméduses. Les nématoblastes apparaissent toujours avant les cellules interstitielles. Ces deux éléments peuvent avoir une origine ectodermique ou endodermique, ils ont pour un groupe systématique donné, toujours le même feuillet d'origine : endodermique pour les larves des Thécates, et des Athécates (sauf Tubulariidés) ectodermique pour les larves de Limnoméduses et les actinules des Tubulariidés.

Ces faits viennent appuyer une série d'observations de VAN DE VYVER (1968).

La description de la structure générale des larves planules et actinules a permis de faire un parallèle entre deux types de larves de forme et de comportement différents. La structure générale de toutes ces larves est caractérisée d'abord par l'agencement régulier des épithéliums ectodermique et endodermique. On trouve toujours, entre les deux feuillets fondamentaux une lame de mésoglée anhiste et des petites fibres musculaires.

Si les planules sont ciliées, et peuvent se mouvoir activement, les actinules, elles, restent passivement en suspension dans l'eau ; vraisemblablement les planules "choisissent" leur substrat, ou plus exactement n'évoluent jamais en polypes si le substrat ne leur convient pas. Les observations



faites en élevage montrent que les actinules au contraire se transforment toujours en polypes, qu'elles se soient ou non fixées.

Les larves planules comme les larves actinules sont des organismes bien adaptés pour la plupart à la vie planctonique ; ils représentent des stades de dissémination de l'espèce qui, transportés très loin de leur lieu d'origine, peuvent ainsi coloniser des substrats sur de vastes étendues.



## CONCLUSION GÉNÉRALE

---

Notre étude complète une série d'observations éparses et parfois insuffisantes sur le développement embryonnaire des Hydrozoaires à méduses. Elle apporte des données sur des cycles embryonnaires jamais étudiés jusque là, tels ceux des espèces *Phialella quadrata*, *Sarsia eximia*, *S. gemmifera*, *Dipurena ophiogaster* ou seulement très brièvement comme pour *Turritopsis nutricula*, *Podocoryne carnea*, *Cladonema radiatum*, *Hybocodon prolifer*, *Gonionemus vertens*...

Ce travail s'applique dans chaque cas à préciser la structure histologique des larves, les différenciations cellulaires qui se font dans les tissus, la localisation et l'évolution de leurs divers organites.

Les résultats des observations pour les espèces à méduses peuvent être comparées à ceux obtenus chez les espèces sans méduses, et la mise en parallèle de toutes les données maintenant acquises sur l'embryogenèse des Hydrozoaires peut ainsi être faite sur un nombre suffisant d'espèces pour qu'il soit possible d'avoir une idée d'ensemble sur cette question. Les conclusions auxquelles ce travail aboutit sont d'ordre divers : biologiques, écologiques, systématiques, phylogéniques.

On a pu voir que la segmentation des oeufs des Hydroméduses est totale, égale et régulière, sauf dans de très rares cas ; c'est seulement chez les Tubulariidés que l'on observe une inégalité dans la taille des blastomères : ainsi, dans les jeunes embryons d'*Hybocodon*, d'*Ectopleura*, de *Steenstrupia*, distingue-t-on des blastomères plus petits à la périphérie. Il en est de même dans l'embryon de l'Hydre (BRIEN, 1965) et dans celui des Siphonophores (CARRE, 1967).

Un des points les plus intéressants à retenir est le fait qu'il existe deux sortes d'ébauches larvaires, la blastule, creuse, ou la morule, pleine. On a vu que, sauf dans la famille des Tubulariidés, le stade blastule est caractéristique de l'embryogenèse des Hydroméduses. Parmi l'ensemble des espèces à méduses des autres familles, deux exceptions sont connues, ce sont *Turritopsis nutricula* (que nous avons vue) et, d'après GERD (1892) *Bougainvillia superciliaris* : dans ces deux cas, l'embryon reste fixé sur le manubrium jusqu'au stade planule.

La larve de type blastule, propre à l'embryogenèse des Hydroméduses, exceptés les Tubulariidés et quelques Filifères, existe aussi au cours du dévelop-



pement embryonnaire des espèces à gonophores de la famille des Capités (exceptés, là encore, celles de la famille des Tubulariidés).

Ce qui précède permet de penser que, dans une large mesure, la larve de type blastule correspond à une larve libérée dans le milieu naturel. Il est vrai cependant que des blastules sont également connues (VAN de VYVER, 1968) dans le développement des formes à gonophores, mais cette fois, seulement chez les Capités non Tubulariidés.

A l'inverse des larves blastules, les morules caractérisent le développement des formes à gonophores, exceptés encore une fois les Capités non Tubulariidés.

Qu'il s'agisse de blastules ou de morules, les ébauches larvaires (aux cellules embryonnaires toutes identiques) aboutissent toujours à la formation de larves didermiques. L'individualisation des deux feuillets ectoderme et endoderme, se fait de manière différente selon qu'il s'agit, au départ, d'une morule ou d'une blastule.

Dans les morules, la mise en place de l'endoblaste se fait par des mouvements cellulaires, et cela de la même façon dans les embryons des Filifères à gonophores (VAN de VYVER, 1968), et de *Turritopsis nutricula* (méduse) où la larve devient une planule, que dans les embryons des Tubulariidés où la larve devient une actinule. Dans les blastules, les phénomènes cellulaires de mise en place du deuxième feuillet correspondent à un remplissage de la cavité blastocoelienne.

Dans toutes les blastules connues, les phénomènes de la mise en place de l'endoderme sont les mêmes : ils reviennent à une migration de cellule : unipolaire dans les blastules des Filifères, multipolaire dans les autres. Dans les sterroblastules, il y a, en plus des migrations, des mouvements cellulaires complexes. Enfin, dans les blastules des Capités, délamination et migration ont lieu simultanément.

Dans toutes les planules examinées et dans les actinules, la structure didermique, typique des formes adultes, est établie très tôt après la segmentation.



On a pu remarquer (chapitre III) l'extrême diversité des processus embryonnaires dans les blastules et les morules au moment de l'établissement de l'endoblaste. Rappelons qu'il existe chez les Hydrozoaires (formes à méduses et à gonophores) six types de mécanismes aboutissant à la mise en place de l'endoblaste. Une telle diversité, sous une apparence d'anarchie, cache en fait un ordre constant et bien établi au moins à l'intérieur de chaque grand groupe ou famille.

Dans toutes les larves, une fois que les deux feuillets sont mis en place, ceux-ci se régularisent en épithéliums palissadiques réguliers. Les différenciations cellulaires qui s'y produisent sont variées, mais constantes dans un même groupe, qu'il s'agisse alors d'une forme à méduse ou d'une forme à gonophores. On peut ainsi établir le schéma-type de la planule et de l'actinule des Hydrozoaires. Seule *Steenstrupia* fait exception à la larve dite "hydrule" (BODO, 1970) se développe de la même façon que celle de *Hydra* (BRIEN, 1965).

Les larves possèdent des cellules glandulaires spécialisées, sauf celles des Limnoméduses et de *Steenstrupia*, où il n'existe que des granules ectoplasmi-ques (dans l'ectoderme). Toutes les larves des Hydroméduses étudiées possèdent un cnidome dont l'origine peut être ectodermique (Limnoméduses et Tubulariidées) ou endodermique (Thécates et Capités non Turulariidés). Les cellules interstitielles n'existent pas dans les larves planules des Capités, ni dans les larves des Limnoméduses. Cnidome et cellules interstitielles restent indépendants, et nous pensons avoir prouvé que dans la larve, les cellules interstitielles ne sont en rien à l'origine du cnidome. Cette affirmation est un des points les plus importants apportés à la connaissance par ce travail. L'étude du cnidome lui-même restant un sujet en soi, que nous n'avons pas abordé.

---

Il est intéressant de voir comment la classification que l'on peut établir d'après le développement embryonnaire et surtout d'après le mode de "gastrulation" se superpose à la classification systématique des Hydrozoaires. Exceptionnellement, on peut même observer une convergence avec des critères écologiques, par exemple l'étonnante similitude observée entre le développement embryonnaire de *Gonionemus* et *Cladonema* si éloignées du point de vue systématique et dont l'écologie est la même (BODO, 1970).



D'autres convergences curieuses retiennent encore l'attention, telle celle qui existe entre le développement embryonnaire de *Steenstrupia* et celui de l'Hydre d'eau douce : la fixation de la blastule, la protection de celle-ci sous une gangue, la "poussée" de la larve hors de cette gangue sous forme de petit polype ("hydrule") (fig. 10bis), la structure histologique analogue des larves et des jeunes polypes (BRIEN, 1965 ; BODO, 1969).

Enfin, il faut remarquer que les larves blastules, caractéristiques des Hydroméduses, correspondent (à quelques exceptions près, telles *Turritopsis* et les Tubulariidés) à une parfaite adaptation au milieu planctonique : creuses, sphériques, transparentes et ciliées. Les planules et les actinules, pour la plupart non colorées, et demeurant un certain temps en suspension, sont également des planctontes parfaits, capables d'être très largement disséminés, et étendant ainsi l'aire de répartition des espèces correspondantes.

---

D'un point de vue purement systématique, on a vu que l'étude de l'embryogenèse de *Gonionemus* montrait de nombreux points communs avec elle de l'Hydre et permettrait d'intégrer celle-ci dans le grand groupe des Limnopolypes (BODO et BOUILLON, 1968). Toutes les précisions apportées nous permettent d'insister sur le fait que le groupe des Capités, considéré comme plus primitif (WERNER, 1954 ; REES, 1937 ; BOUILLON, 1968), apparaît bien, ne serait-ce que par son type de développement embryonnaire comme très particulier et éloigné des autres groupes.

Par son travail, VAN de VYVER (1968) a permis d'étayer l'hypothèse de la tendance, chez les Hydrozoaires, à une évolution par accélération des processus embryonnaires avec la suppression de la phase méduse et l'existence de morule remplaçant les blastules. L'exemple en serait donné par le groupe très évolué des Calyptoblastiques. Ce point de vue reste à notre avis fort discutable après notre étude des Hydroméduses et peut être contredit entre autres par l'indéniable perfection de l'adaptation des méduses et des larves (blastules et planules) de ce groupe, au milieu pélagique.

---

Sur le plan phylogénique, retenons d'abord le fait que la segmentation des oeufs est régulière, et qu'il n'y a jamais aucun indice de segmentation spirale. Cette constatation peut être un argument contre l'hypothèse qui voudrait faire dériver les Cnidairees des Turbellariès, hypothèse défendue par HADZI (1944), et JAGERSTEN (1955) et infirmée par HAND (1959).



D'autre part, il faut noter l'existence, à tous les stades du développement embryonnaire d'une symétrie radiaire. Ce fait empêche de concevoir que les Hydrozoaires pourraient être issus des Anthozoaires (symétrie bilatérale) comme l'ont écrit HADZI (1944) et JAGERSTEN (1955). Nous pensons, avec HAND (1959), REES (1966) et UCHIDA (1963) que c'est l'hypothèse inverse qui est à retenir : ce sont les Hydrozoaires qui sont les plus primitifs et au contraire la symétrie bilatérale s'est surimposée à la symétrie radiaire primitive des Hydrozoaires.

La multiplicité des mécanismes embryonnaires réalisant la mise en place de la structure didermique chez les Hydrozoaires, prouve en tous cas l'indéniable primitivité du groupe.

L'étude du développement embryonnaire des Hydroméduses, complétant les connaissances déjà acquises à propos des formes à gonophores, nous a montré la diversité et l'originalité des processus embryonnaires et nous a laissé entrevoir la grande richesse d'un tel domaine d'investigations et le danger d'extrapolation ou de généralisation hâtives. Nous savons maintenant, qu'il ne sera possible d'apporter une conclusion d'ensemble sur l'embryologie de ce groupe, que lorsque nous connaîtrons l'exakte déroulement des phénomènes d'embryogenèse d'une part et la structure précise des larves d'autre part, au niveau des familles, voire même des genres dans bien des cas.



# INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

---

- AGASSIZ, A., 1884.- Selection embryological monograph.
- ALLMAN, G.J., 1871.- A monograph of the Gymnoblactic of Tubularian Hydroids. Ray. Soc. I, 16-149
- AURICH, H. et B. WERNER.- Über die Entwicklung der Polypen von Ectopleura dumortieri Van Beneden und die Verbreitung des Planktischen Studien in der Südlichen Nordsee. Helgoländer Wiss. Meeres. 5, 234-249.
- AURICH, H., 1957.- Verbreitung der Medusen und Actinulae von Ectopleura dumortieri und Hybocodon prolifer in südliche Nordsee Helgoländer Wiss. Meeres. 6, 207-227.
- BENARD-BOIRARD, J., 1962.- Développement embryonnaire de Podocoryne carnea (Sars), de Roscoff. Cah. Biol. Mar. 6, 135-155.
- BENOIT, P., 1925.- L'ovogenèse et les premiers stades du développement chez la Myriothele et la Tubulaire. Arch. Zool. Exp. gén., 64, 85-326.
- BODO, F., 1963.- Etude des variations saisonnières du zooplancton de la région de Roscoff (étude des crustacés exceptée). Thèse de IIIème cycle, Faculté des Sciences de Paris.
- BODO, F., 1969.- Etude histologique du développement de trois Hydroméduses (Tubulariidées). Hybocodon prolifer Agassiz, Ectopleura dumortieri (Van Beneden), Steenstrupia nutans (Sars). Ann. Embryol. et Morph. Vol. II, fasc. 2, 157-168.
- BODO, F., 1970.- Etude du développement embryonnaire de l'Anthoméduse Cladonema radiatum Dujardin. Ann. Embryol. et Morph., vol. III, fasc. 3,
- BODO, F. et J. BOUILLON, 1968.- Etude du développement embryonnaire de cinq Hydroméduses de Roscoff. Cah. Biol. Mar., 9, 69-104.
- BODO, F., RAZOULS, C., et A. THIRIOT, 1965.- Variations saisonnières du Zooplancton de la région de Roscoff (II). Cah. Biol. Mar., 6, 135-155.
- BONNER, J., 1955.- Note concerning the distribution of polysaccharids in the early development of Hydromedusa Phialidium gregaricum. Biol. Bull., 108, I, 18-20.
- BOUILLON, J., 1957.- Etude monographique du genre Limnocrnida (Limnoméduse). Ann. Soc. Roy. Zool Belgique, 87, 250-500.
- BOUILLON, J., 1963.- Cellules glandulaires des Hydroïdes et des Hydroméduses. Leur structure et la nature de leurs sécrétions. Cah. Biol. Mar., 7, 157-205.
- BOUILLON, J., 1966.- Introduction to the Coelenterata in "Chemical Zoology" in Florkin and Scheer edit.-Acad. Press.



- BOUILLON, J. et B. WERNER, 1965.- Production of medusae buds by the polyps of Rathkea octopunctata (M. Sars). Helg. Wiss. Meeresuntersuchung, 12 - 137-148.
- BOUILLON, J., et G. VAN de VYVER, 1969.- Etude du développement embryonnaire et de l'histogénèse de Eleutheria dichotoma (Quatrefages). Ann. Embr. et Morph., Vol. II, 317-327.
- BRAUER, A., 1891.- Über die Entstehung der Geschlechte produkte und die Entwicklung von Tubularia Mesembryanthemum. Zeit. Wiss. Zool., 52, 551-579.
- BRIEN, P., 1965.- L'embryogenèse et la sénescence de l'Hydre d'eau douce. Acad. R. Belg. Classe des Sciences, mémoires, 36, 7-113.
- BRINKMAN, A., 1964.- Observations on the biology and development of Staurocladia portmani Cah. J. Zool, 42 (4), 695-705.
- BUCHERT, A., 1959.- Craspedacusta sowerbyi, Lank., eine Süßwasser Meduse und ihre beiden Polyp-Typen in Ungarischen Fauna. Ablatt. Közlem, 284-288.
- BROOKS, W.K. et S. RITTENHOUSE, 1907.- On Turritopsis nutricula (Mc Crady). Proc. Boston Soc. nat. Hist., 33, 429-460.
- CARRE, D., 1967.- Etude du développement larvaire de deux Siphonophores : Lensia conoidea (Calycophore) et Forskalia edwardsi (Physonecte). Cah. Biol. Mar., VIII, 233-251.
- CLAUS, C., 1882.- Die Entwicklung des Aequoriden Eies. Zool. Anz. 5, 284-288.
- DALYELL, J.G., 1847.- Rare and remarkable Animals of Scotland. London , (d'après ALLMAN).
- DAWYDOFF, C., 1928.- Traité d'embryologie comparée des Invertébrés. Masson édit.
- DIEHL, F.A. et J. BOUILLON, 1966. Observations sur les potentialités morphogénétiques des tissus irradiés de Cordylophora caspia (Pallas). Bull. Sci. Acad. Roy. Belgique, 52, I, 58-146.
- DUJARDIN, F., 1845.- Mémoires sur le développement des méduses et des polypes d'Hydres. Ann. Sc. nat., 3, 4, 257-281.
- GERD, W., 1892.- Zur Frage über die Keimblätterbildung beiden Hydromedusen. Zool. Anz. Jahr., 5, 312-319.
- GEGENBAUR, C., 1854.- Zur Lehre von Generationwechsel und Fortpflanzung der Medusen und Polypen. Vehr. der. med. phys. Gesell. zu Würzburg (d'après Kühn 1914).
- GOY, J., 1968.- Les Hydroméduses de la Rade de Villefranche-sur-Mer et de la mer Ligure. Thèse de IIIème Cycle. Faculté des Sciences de Paris.
- EPHRUSSI, B., 1925.- Sur la vitellogenèse de Clava squamata. C.R. ass. anat. n° 20, 211-218.
- HACKER, V., 1882.- Zur Frage des Fürchung des Eies von Aequorea forskalea. Arch. Für Mikr. und Anat., 40, 243-263.
- HADZI, J., 1944.- Turbellarien Theorie des Knidarier. Phylogenie des Knidarier und ihre Stellung im Tiersystem. Dela Slovenska Akad. Zuan Umetr Ljubljana Nat. Prorod Razred 3, 1-38.



- HAMANN, D., 1883.- Braitrag zur Kenntniss der Medusen : zur Ontogenie von Tiara pileata. Zeit. f. Wiss. Zool., 38, 419-428.
- HAND, C., 1966.- On the evolution of the Actiniaria. Symposia of Zoological society, London.
- HAND, C., 1959.- On the origin and phylogeny of the Coelenterates. Syst. Zool., 8, 4, 191-202.
- HOUVENAGUEL, N., 1970.- Communications personnelles (U.L.B. Bruxelles).
- HYMANN, H., 1940.- The Invertebrates : Protozoa through Ctenophora. London.
- JAGERSTEN, G., 1955.- On the early phylogeny of the Metazoa. The bilaterogastrea theory. Zool. Bidre. Upps. 30, 321-354.
- JOSEPH, H., 1925.- Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte von Haleremita und Gonionemus. Zeit. für Wiss. Zool., 125, 374-434.
- KAKYNUMA, Y. et E. HIRAI, 1957.- Developmental cycle of Cladonema. Bull. Mar. Biol. Stat. Asamushi, Tokku Univ., 10, 2, 55-57.
- KLEINENBERG, N., 1892.- Hydra : eine anatomische Entwicklungsgeschichte untersuchung. Leipzig 1-90.
- KOWALESKY, A., 1868.- Untersuchung über die Entwicklung der Coelenteraten. Göttinger Nachrichten, 154-159.
- KUHL, W. und G. KUHL, 1967.- Zur Dynamik der Entwicklung von Ectopleura dumortieri. Helg. Wess. meeres.
- KUHN, A., 1914.- Entwicklungsgeschichte und Verwandtschafts beziehung des Hydrozoen. Ergeb. und Fortschr. Zool. IV, 1-284.
- KRAMP, P.L., 1915.- Medusae, Ctenophora and Chaetognathi from the Great Belt and the Kattegatt in 1909. Medd. fra komm. Hvundersogelser. Bd 1 n° 12.
- KRAMP, P.L., 1961.- Synopsis of the medusae of the World. Jour. Mar. Biol. Ass. U.K., 40.
- KROHN, 1853.- Cladonema. Müllers Archiv., 13, 420.
- LACASSAGNE, M., 1957.- Histologie comparée des planules de quelques Hydraires. Diplôme d'étude supérieures. Faculté des Sciences de Paris.
- LOVEN, 1837.- Beiträge zur Kenntniss der Gattungen Campanularia & Syncoryne. Arch. naturg. Bd. 1 (d'après VAN de VYVER).
- MAAS, O., 1905.- Experimentelle Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Medusen. Zeit. für Wiss. Zool., 82, 601-610.
- MEREJKOVSKY, E., 1883.- Histoire du développement de la méduse Obelia. Bull. Soc. Zool. France, 8, 98-129.
- METSCHNIKOFF, E., 1886.- Embryologische Studien an Medusen. Wien.



- MULLER, H., 1908.- Untersuchung über Eibildung bei Cladonemiden und Codoniden. Zeit. Wiss. Zool., 89, 87.
- MURBACH, L., 1895.- Preliminary note on the Life History of Gonionemus. Jour. of Morphol. XI, 493-496.
- NAGAO ZEN, 1963.- The early development of Anthomedusa Polyorchis karafutoensis. Annot. Zoologicae Japonenses., Vol. 36, n° 44.
- NAGAO ZEN, 1965.- Studies on the development of Tubularia radiata and Tubularia venusta. Publ. Akkeshi Mar. Stat., 15, 9-35.
- NAUMOV, D., 1950.- Quelques données sur le cycle de reproduction de vie des méduses métagénétiques. Trav. Inst. zool. Acad. Sci. URSS, 21, 102-109.
- PAYNE, F., 1926.- Life History of Craspedacusta ryderi. Biol. Bull. Woods Hole, 50, 433-443.
- PERKINS, H.F., 1902.- The development of Gonionemus murbachi. Proc. Acad. Sci. Philadelphia.
- PFLUGFELDER, O., 1962.- The Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie der Tiere. Jena, 1-346.
- PICARD, J., 1957.- Le polype de Coryne gemmifera Forbes, et la systematique générique chez les Corynidae. Rapp. Proc.-verbaux réunions CIESMM. Vol. XV, 2.
- RAO, H.S., 1931.- The supposed resting stage of Limnocyclus indica. Nature 127-971.
- REES, W.J., 1937.- The development of the Hydroid Corymorpha nutans M. Sars, from the egg. Jour. Biol. Mar. Ass. U.K., 21, 743-746.
- REES, W.J., 1966.- The evolution of the Hydrozoa. Symp. Zool. Soc. London Akademik press, London and New York, 199-222.
- RUSSELL, F.S., 1953.- The medusea of the British Isles. Cambridge Univ. Press. 530 pp.
- SACHWATKIN, A.A., 1956.- Vergleichende Embryologie der niederen Wirbellosen. Berlin.
- SARS, M., 1841.- Mémoire sur le développement de la Medusa aurita et de la Cyanea capillata. Ann. sci. nat., Serie II, XVI, 321-348.
- TEISSIER, G., 1930.- Polarité morphologique et polarité physiologique de l'embryon d'Hydraire. C.R. Soc. de Biol. 1-105.
- TEISSIER, G., 1931.- Etude expérimentale du développement de quelques Hydraires. Ann. Soc. Hist. Nat. Zool., 10, 14, 5-59.
- THIEL, M.E., 1936.- Systematische Studien zu den Trachylinae des Meteor expedition. Zool. Jahrb. Jena. Bd. LXIX, 1-92.
- TORREY, H.B., 1907.- Biological studies on Corymorpha. Univ. Calif. Publ. Zool., vol. III, 253-298.
- UCHIDA, T., 1963.- The systematic position of the Hydrozoa. Jap. J. zool. 14, 1-14.
- UCHIDA, T., 1963.- On the interrelationships of the Coelenterata, with remarks on their symmetry. The lower Metazoa comparative biology and phylogeny. University of California press.



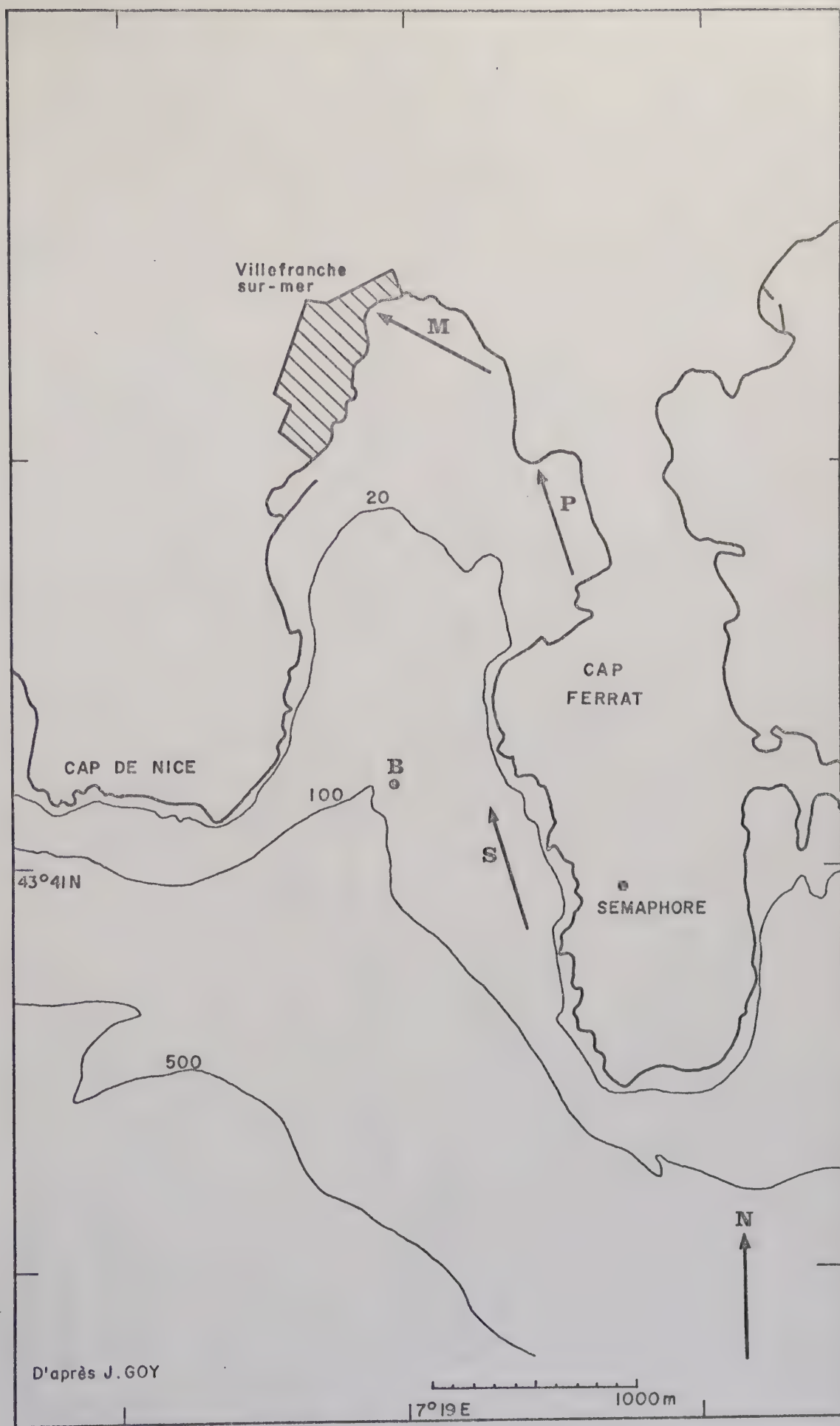
- VAN DE VYVER, G., 1966.- Etude du développement embryonnaire de Cnidaires Athécates à gonophores. Thèse. Université libre de Bruxelles;
- VAN DE VYVER, G., 1968.- Etude du développement embryonnaire des Hydraires Athécates à Gonophores. Arch., Biol., 79, 327-379.
- VARENNE de, A., 1882.- Recherche sur la reproduction des polypes d'Hydres. Arch. Zool. Exp. gén., 10, 611-714.
- WEILL, R., 1926.- Existence chez certains coelentérés d'un cnidome spécifique caractéristique de l'état larvaire. Bull. soc. Zool. France, 51, n° 3, 254-260.
- WEILL, R., 1934.- Contributions à l'étude des Cnidaires et de leurs nématocystes. Trav. stat. Zool. Vimereux, X, 1-511.
- WIDERSTEN, B., 1968.- On the morphology and development in some cnidarian larvae. Zoologiska Bidrag. Uppsala. 37, 2, 140-179.
- ZALESKY, V., 1911.- Solmundella et Actinula. Mem. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg, 8° série, XXX, n° 6.
- ZOJA, 1895.- Sullo sviluppo dei blastomeri isolati dalle uova alcune medusae. Arch. Entw. mech., I : 578-595 ; II : 1-37.

#### OUVRAGES TECHNIQUES

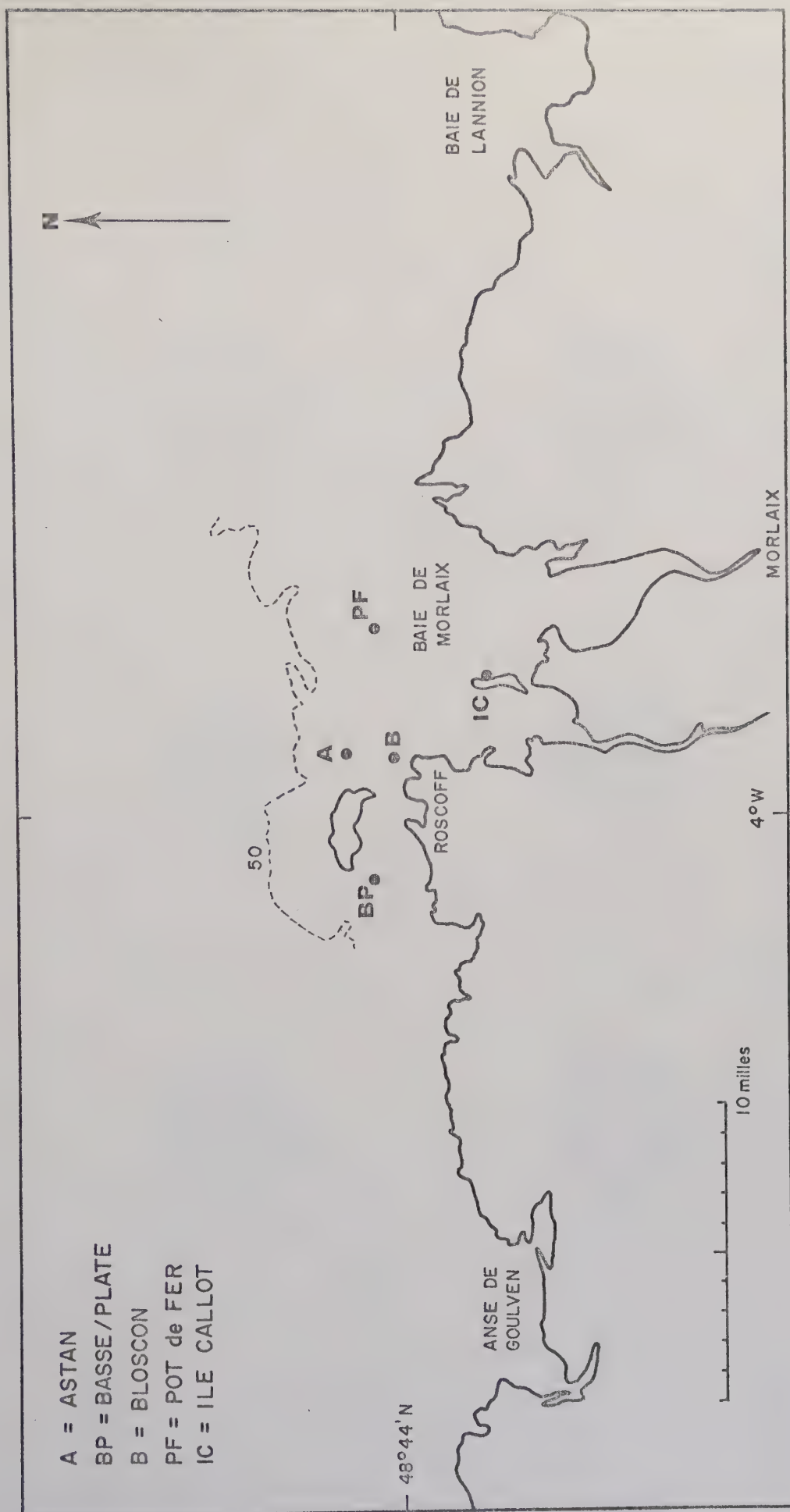
- LISON, D., 1960.- Histochemie et cytochimie animales I et II. Gauthiers Villars édit. Paris.
- MARTOJA, R., et M. MARTOJA, 1967. Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson.
- PEARSE, A., 1960.- Histochemistry. Theoretical and Applied. Little, Brown & C° Boston.



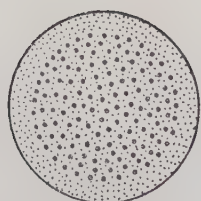
Fig.2





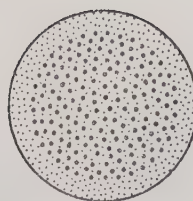




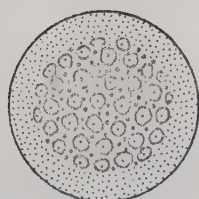


PHIALIDIUM

TH.

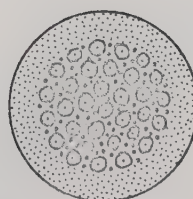


OBELIA

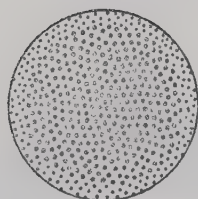


SARSIA

ATH. CAP.

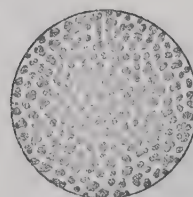


CLADONEMA



PODOCORYNE

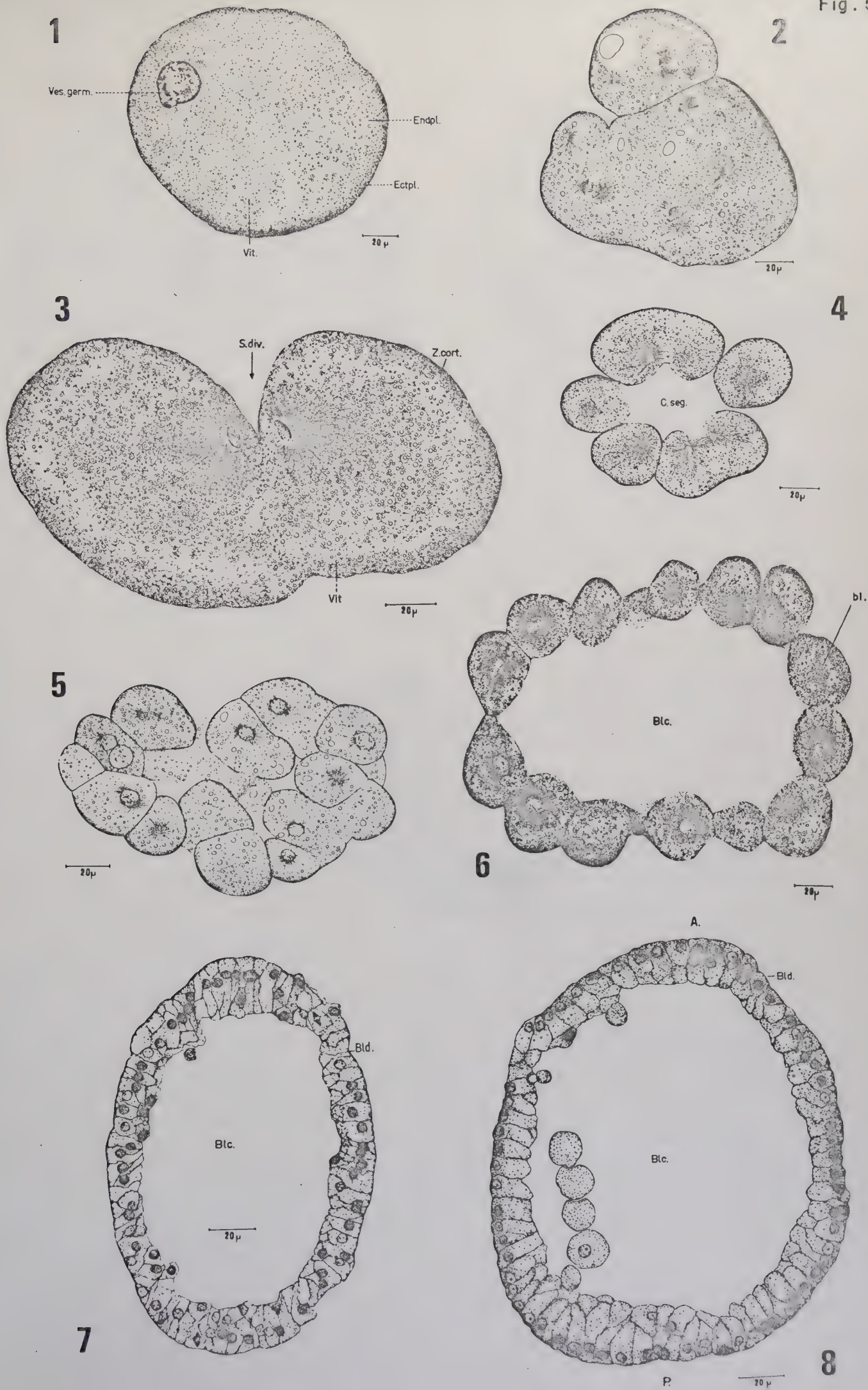
ATH. FIL.



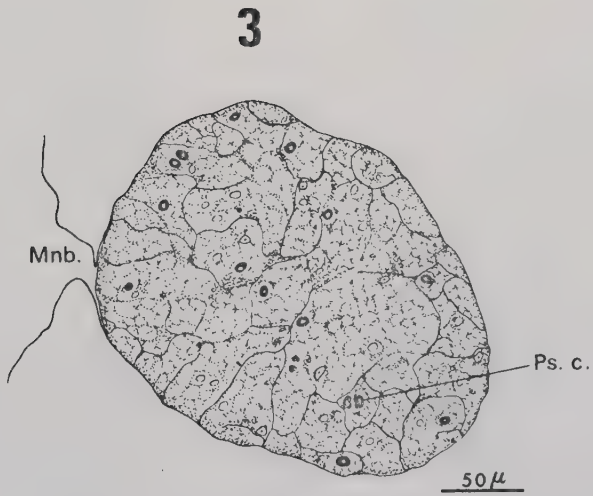
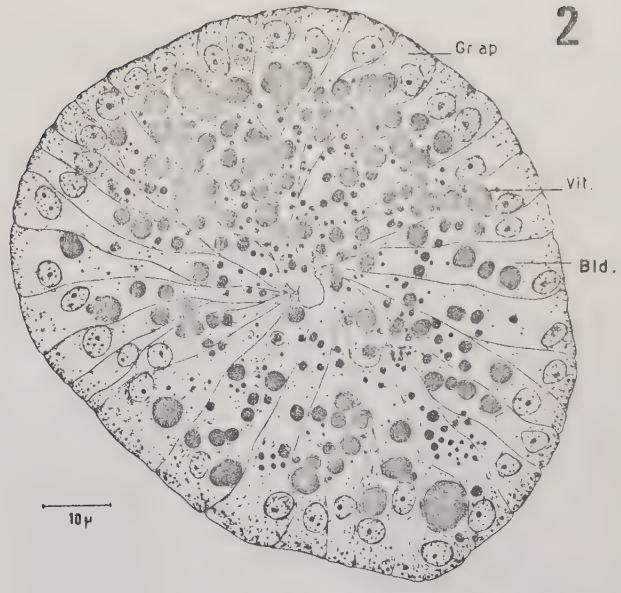
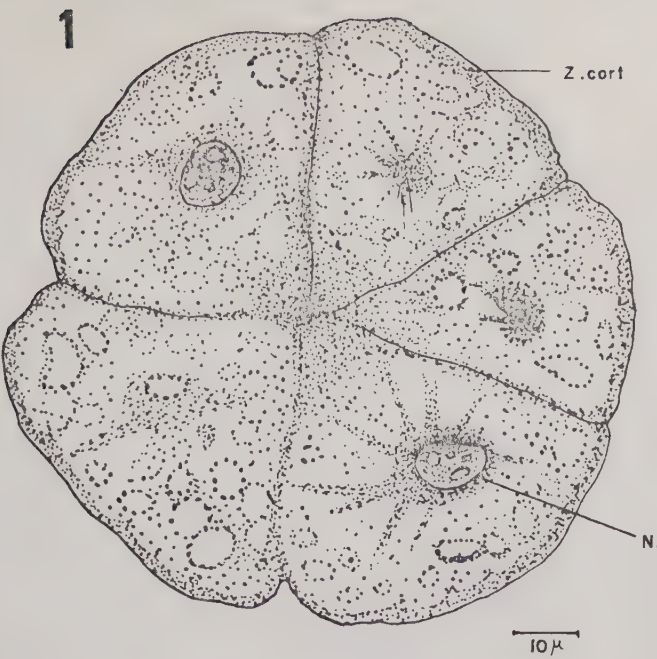
GONIONEMUS

LIM.

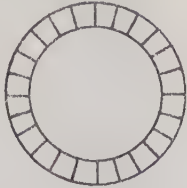
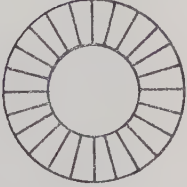
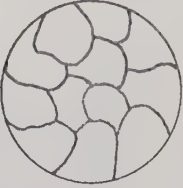
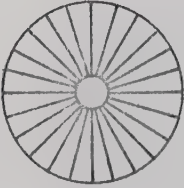
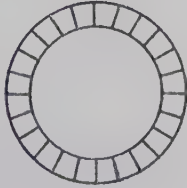




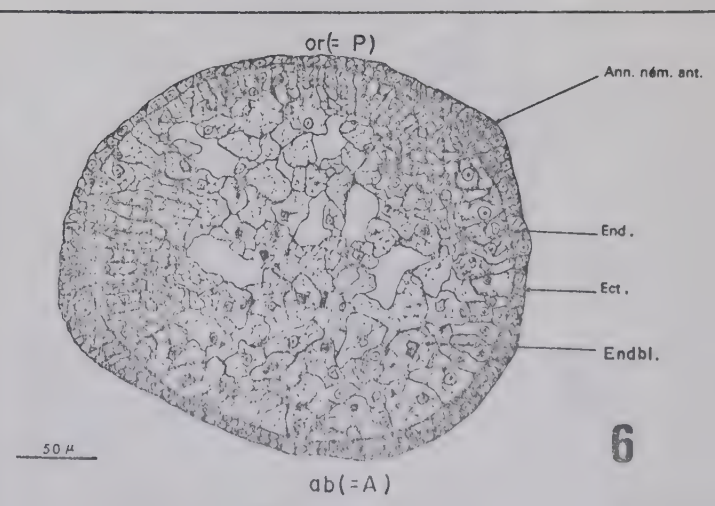
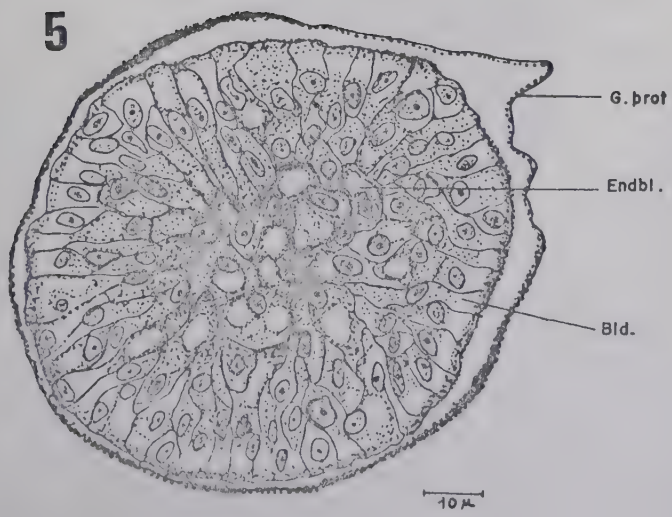
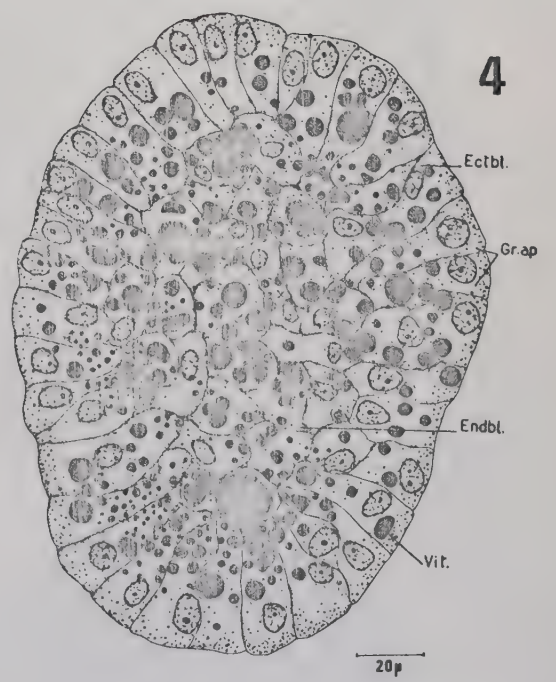
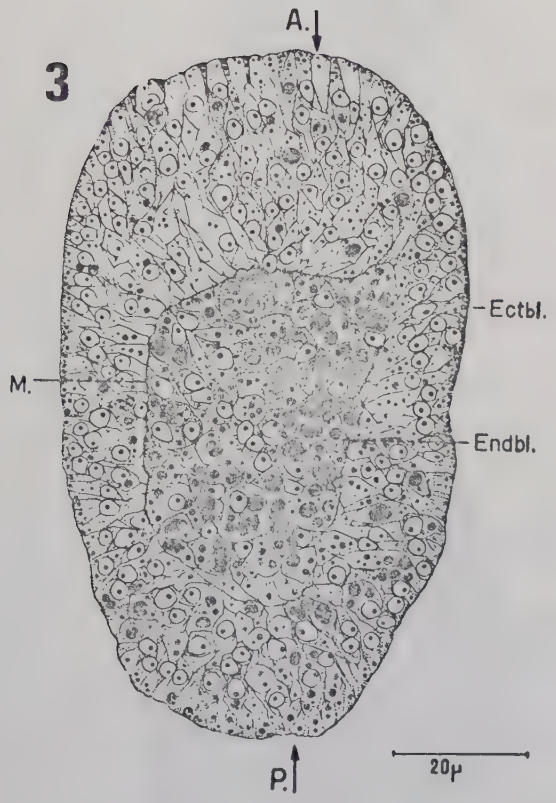
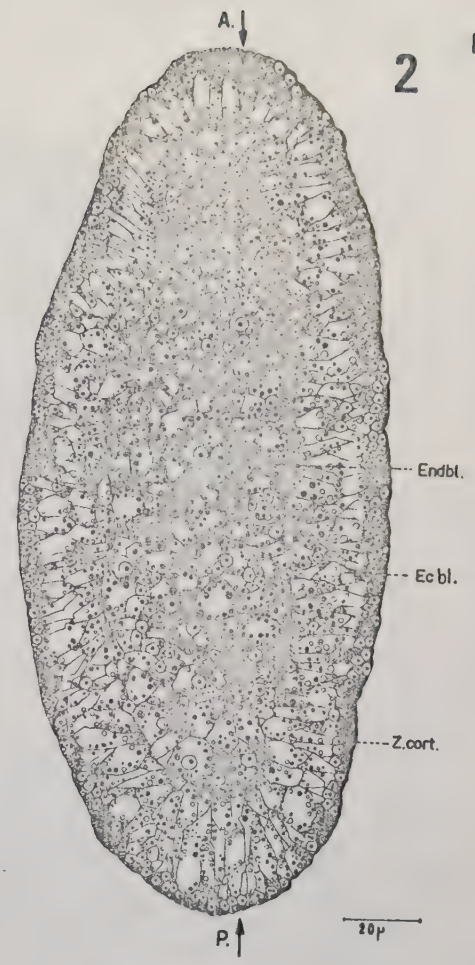
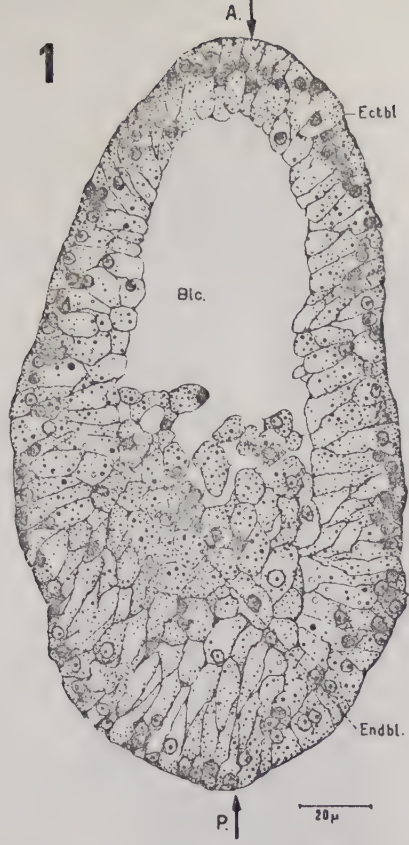




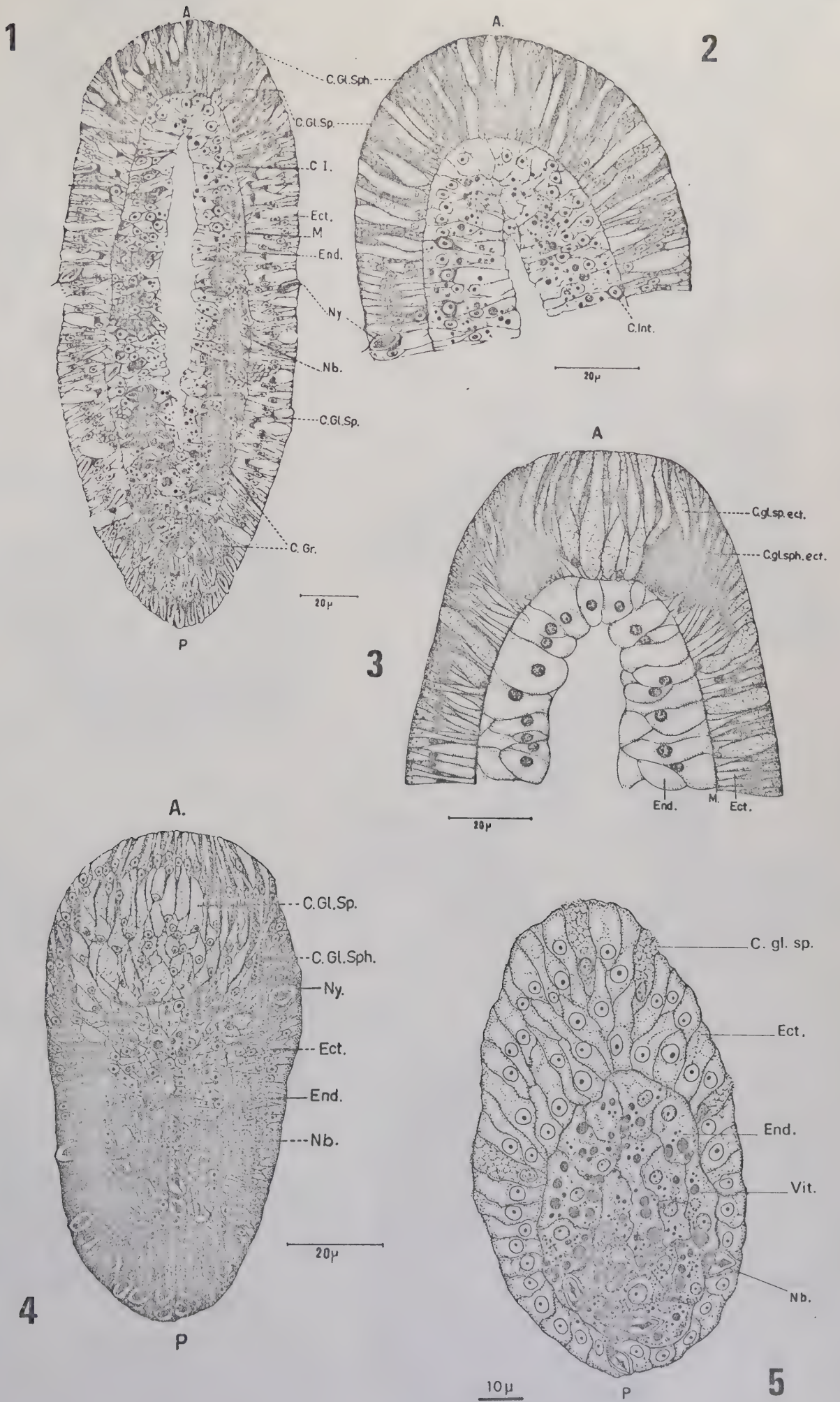


| MEDUSES       | BLASTULE                                                                            | MORULE                                                                                                         |
|---------------|-------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| COELOBLASTULE | STERROBLASTULE                                                                      |                                                                                                                |
| TH.           |    |                               |
| ATH. CAP      |    | <br>ACTINULE (TUBULARIIDES) |
| ATH. FIL.     |   | <br>PLANULE ( EXCEPTION )     |
| LIM.          |  |                             |
| TRA.          |  |                             |

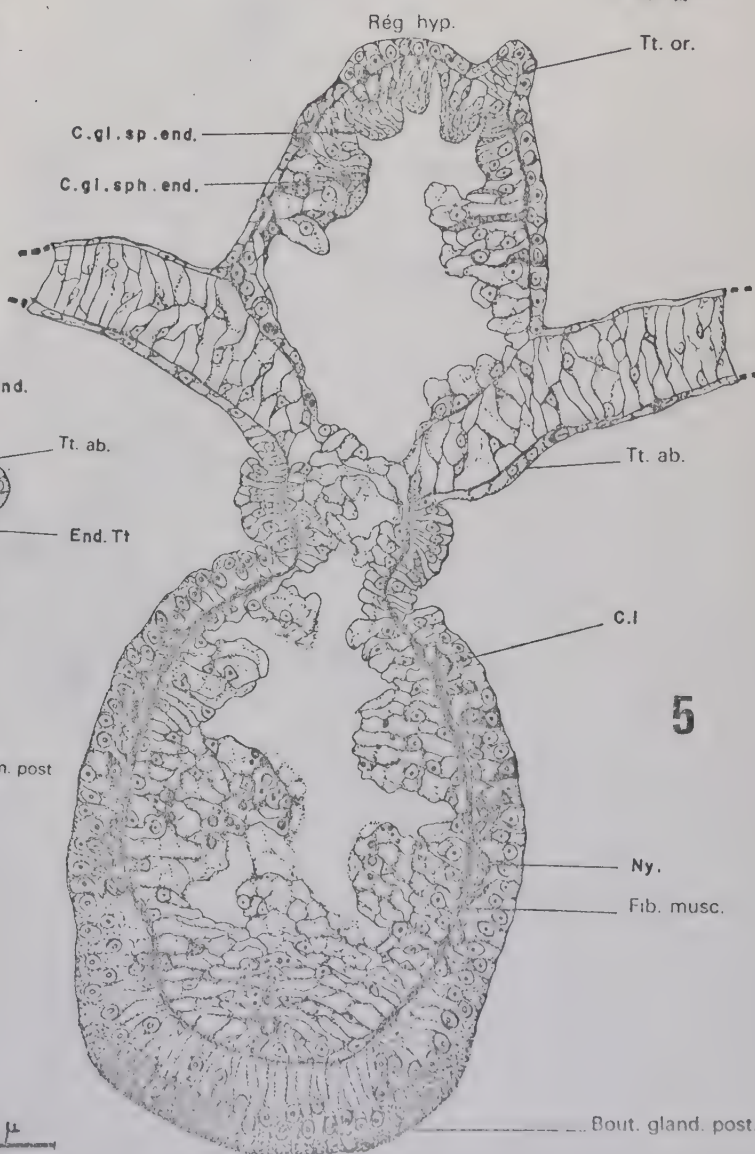
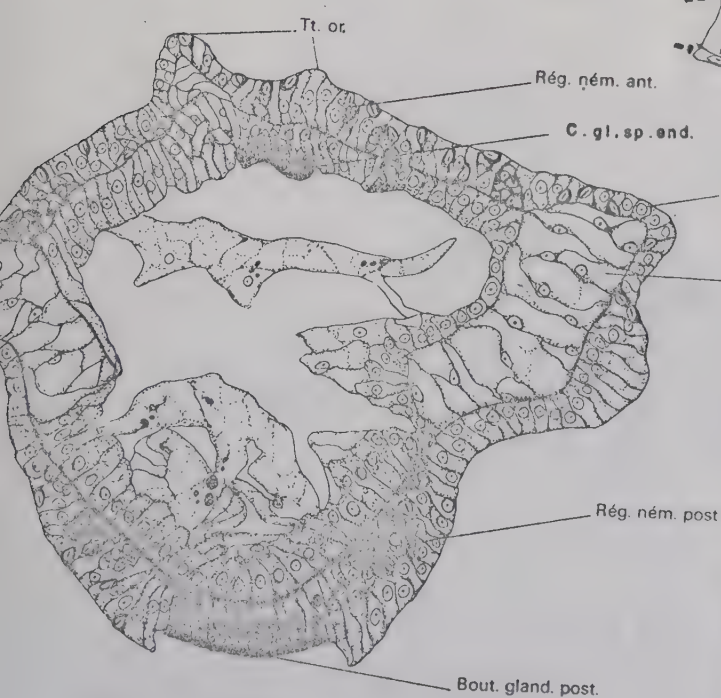
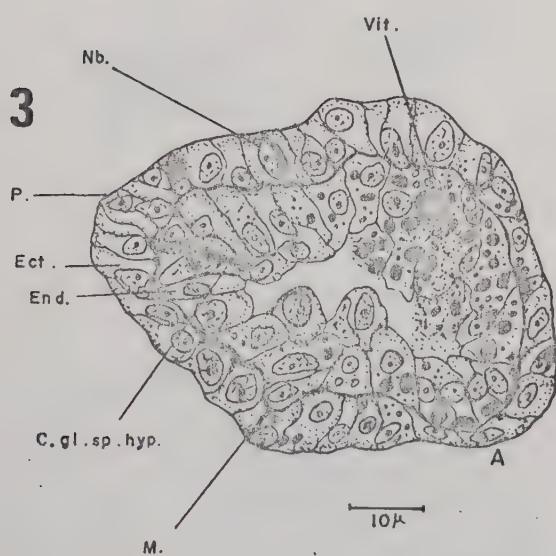
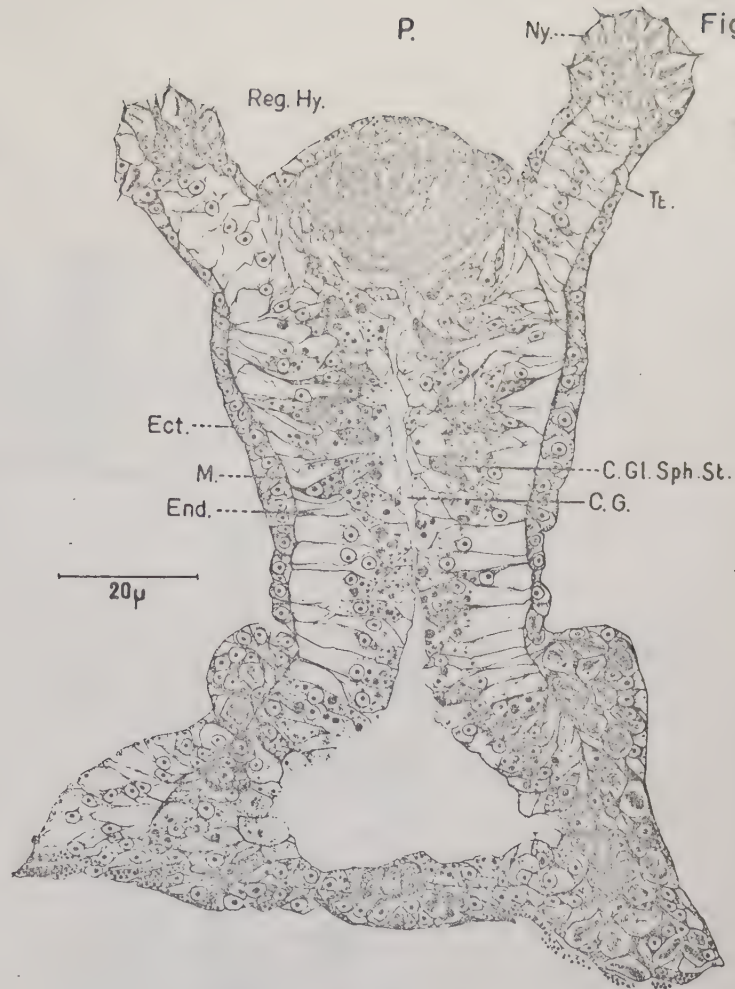
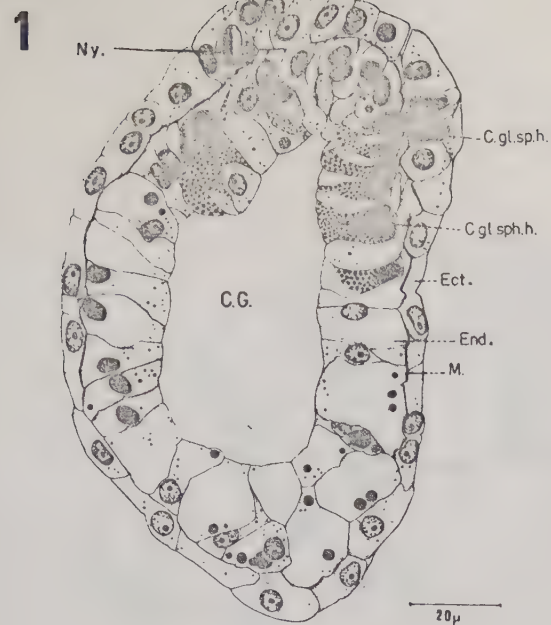




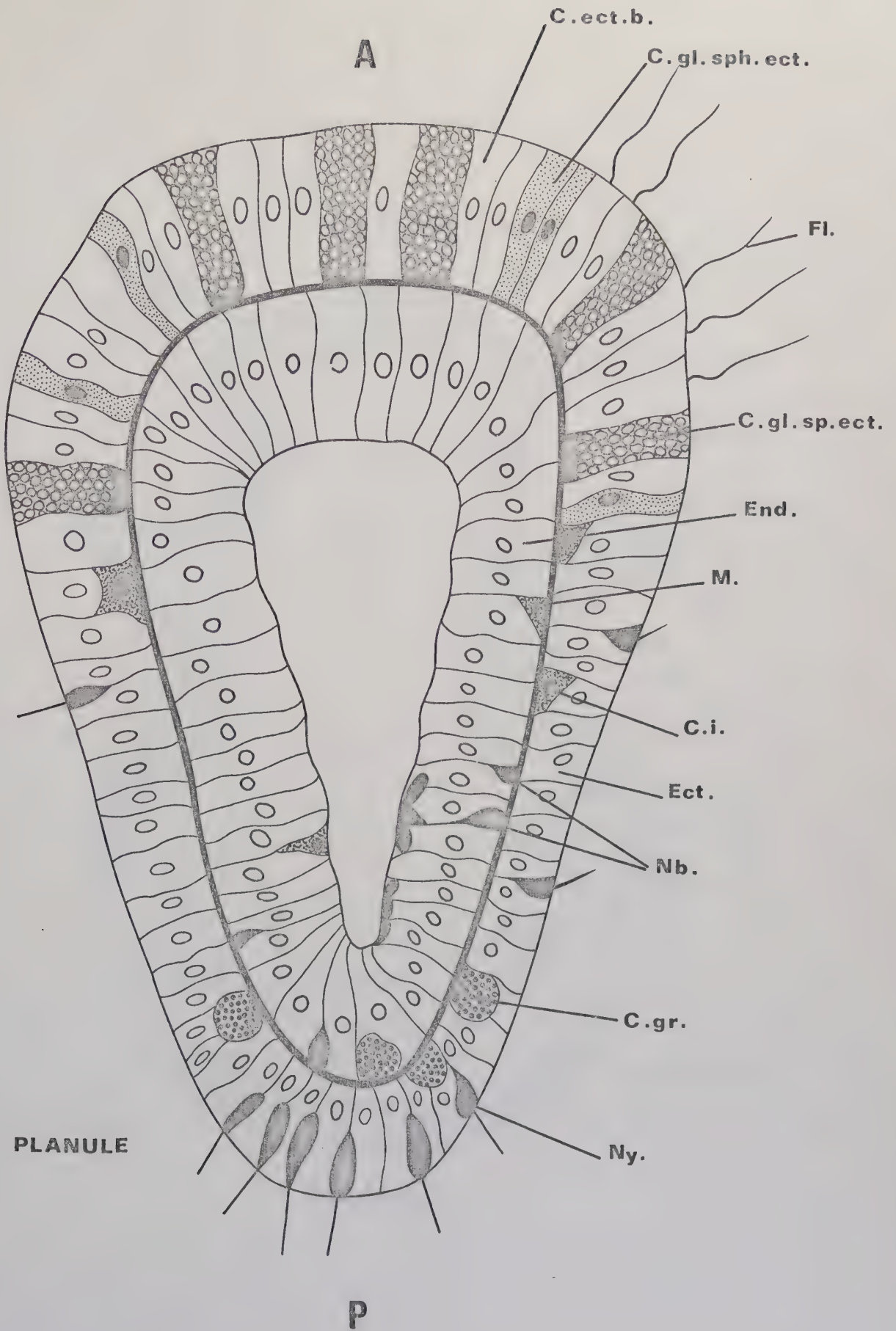




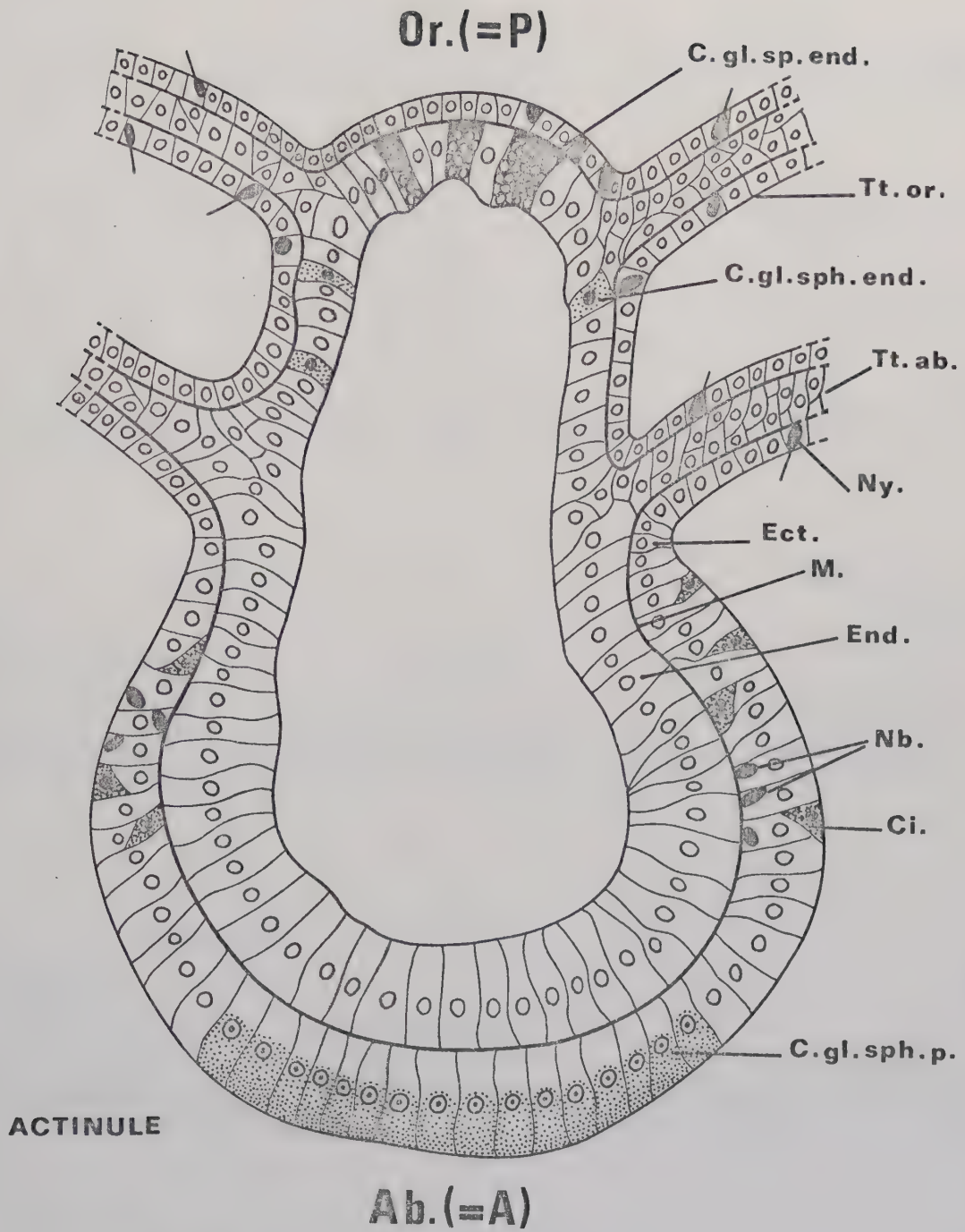














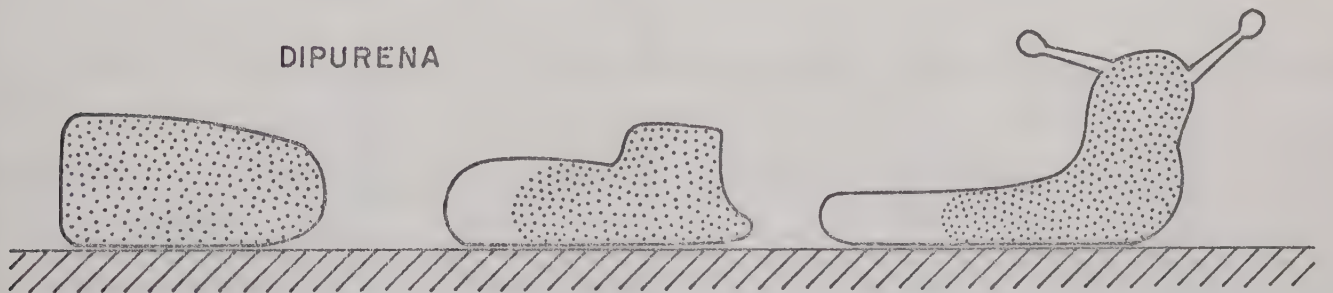
PHIALIDIUM



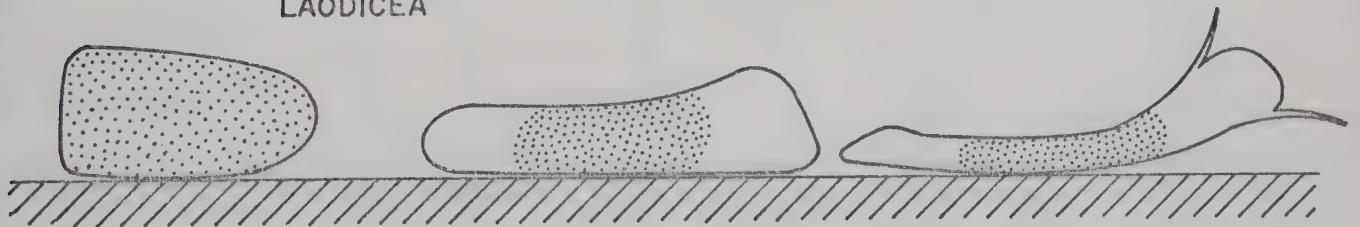
SARSIA



DIPURENA



LAODICEA



TISSUS DE LA PLANULE



CROISSANCE DU POLYPE



SUBSTRAT



|                                                                  | Secrétions<br>spumeuses<br>ectodermiques<br>des planules | Secrétions<br>sphéruleuses<br>ectodermiques<br>des planules | Secrétions<br>granuleuses<br>des planules<br>de Phialidium | Secrétions<br>sphéruleuses<br>ectodermiques<br>des actinules |
|------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------|
| A.S.                                                             | +                                                        | +                                                           | 0                                                          | +                                                            |
| A.S. + Dimédon                                                   | 0                                                        | 0                                                           | 0                                                          | 0                                                            |
| eu alcian pH 2,6 non oxydé                                       | +                                                        | 0                                                           | 0                                                          | 0                                                            |
| eu de toluidine pH 4                                             | métachromasie                                            | (Variable)                                                  | (Variable)                                                 |                                                              |
| chsine aldéhyde                                                  | +                                                        | 0                                                           | 0                                                          |                                                              |
| enzidine tétrazotée                                              | 0                                                        | +                                                           | 0                                                          | +                                                            |
| D.D.                                                             | 0                                                        | +                                                           | +                                                          |                                                              |
| S.R.                                                             | 0                                                        | +                                                           | 0                                                          |                                                              |
| èvermont et Frédéric                                             | 0                                                        | +                                                           | +                                                          |                                                              |
| èvermont et Frédéric<br>blocage des SH                           | 0                                                        | 0                                                           | 0                                                          |                                                              |
| èvermont et Frederic<br>blocage des SH<br>réduction des SS en SH | 0                                                        | +                                                           | +                                                          |                                                              |
| exol                                                             | 0                                                        | +                                                           | 0                                                          |                                                              |
| un de chrome                                                     | 0                                                        | +                                                           | 0                                                          |                                                              |
| ymorl                                                            | 0                                                        | +                                                           | 0                                                          |                                                              |

Fig. 14 - Tableau résumant les résultats des tests histochimiques appliqués aux larves d'Hydroméduses :

- + : Résultat franchement positif
- ± : Résultat faiblement positif
- 0 : Résultat franchement négatif.



## LISTE DES ABREVIATIONS EMPLOYEES

---

A : région antérieure des planules ayant un sens de locomotion défini.  
ab : région aborale  
blc : blastocoele  
bout. gland. post. : bouton glandulaire postérieur  
c. gl. sp. ect. : cellule glandulaire spumeuse ectodermique  
c. gl. sp. end. : cellule glandulaire spumeuse endodermique  
c. gl. sp. hyp. : cellule glandulaire spumeuse hypostomiale  
c. gl. sph. ect. : cellule glandulaire sphéruleuse ectodermique  
c. gl. sph. end. : cellule glandulaire sphéruleuse endodermique  
c. gl. sph. hyp. : cellule glandulaire sphéruleuse hypostomiale  
c. gl. sph. st. : cellule glandulaire sphéruleuse stomacale  
ect. : ectoderme  
ectbl. : ectoblaste  
ectpl. : ectoplasme  
end. : endoderme  
endbl. : endoblaste  
endpl. : endoplasme  
end. tt. : endoderme tentaculaire  
fib. musc. : fibre musculaire  
g. prot. : gaine protectrice  
gr. ap. : granules apicaux  
m. : mésoglée  
mnb. : manubrium  
n. : noyau  
nb. : nématoblaste  
ny. : nématocyste  
P. : pôle ou région postérieure des planules  
ps. c. : pseudocellules  
rég. hyp. : région hypostomiale  
rég. ném. ant. : région nématocytaire antérieure  
rég. ném. post. : région nématocytaire postérieure  
s. div. : sillon de division  
tt. : tentacule  
tt. ab. : tentacule aboral  
tt. or. : tentacule oral  
vés. germ. : vésicule germinale  
vit. : vitellus  
z. cort. : zone corticale



g. 2 : Carte de la région de Villefranche-sur-Mer, d'après J. GOY (1967).

g. 3 : Carte de la région de Roscoff, d'après J.R. GRALL et G. JACQUES (1965).

g. 4 : Schéma des différents types d'oeufs des Hydroméduses métagénétiques.

g. 5 : Division de l'oeuf et formation des coeloblastules :

- 1 - oeuf non fécondé (*Phialidium*)
- 2 - 3 - 4 - 5 - différents stades de divisions de l'oeuf (*Sarsia*, *Obelia*, *Phialidium*, *Sarsia*).
- 6 - préblastule d'*Obelia*.
- 7 - coeloblastule où s'effectue le début de la migration cellulaire avec délimitation (*Sarsia*).
- 8 - coeloblastule où s'effectue le début de la migration cellulaire au pôle postérieur.

g. 6 : Formation des sterroblastules et des morules :

- 1 - division de l'oeuf avant la formation de la sterroblastule, alors que l'embryon est encore fixé (*Cladonema*).
- 2 - sterroblastule (*Gonionemus*).
- 3 - morule attachée au manubrium de la méduse (*Hybocodon*)

g. 7 : Schéma résumant la répartition des divers types d'ébauche larvaire (coeloblastule, sterroblastule ou morule) dans les grands groupes d'Hydroméduses métagénétiques.

g. 8 : Mise en place de l'endoblaste :

- 1 - Migration cellulaire unipolaire au pôle postérieur dans une coeloblastule de *Phialidium*.
- 2 - Embryon après le remplissage du blastocoele=préplanule, (*Obelia*).
- 3 - Embryon après le remplissage du blastocoele (*Sarsia*).
- 4 - Embryon après le réarrangement cellulaire de la sterroblastule (*Gonionemus*), (stade libre).
- 5 - Embryon après le réarrangement cellulaire de la sterroblastule de *Cladonema*, (stade non libre).
- 6 - Préactinule, individualisation des deux feuillets et début de cnidogenèse, (*Hybocodon*).

g. 9 : Structure des planules complètement différenciées, avant leur fixation au substrat (stade libre).

- 1 - Planule de *Phialidium*.
- 2 - Planule de *Phialidium* ; détail de la région antérieure.
- 3 - Planule d'*Obelia* ; détail de la région antérieure.
- 4 - Planule de *Sarsia*.
- 5 - Planule de *Cladonema*.



. 10 : A/ Structure des larves au moment de leur fixation au substrat et transformation de celles-ci en polype :

- 1 - Très jeune polype de *Gonionemus*
- 2 - Jeune polype de *Sarsia*
- 3 - Très jeune polype de *Cladonema*

B/ Structure des larves actinules :

- 1 - Jeune actinule d'*Ectopleura*
- 2 - Actinule d'*Hybocodon* prête à se fixer.

. 11 : Schéma résumant la structure générale d'une larve planule.

. 12 : Schéma résumant la structure générale d'une larve actinule.

. 13 : Schéma montrant différents aspects de la fixation au substrat des larves planules des Hydroméduses.



UNIVERSITE de PARIS VI  
II, Quai Saint Bernard - Paris 5

SERVICE DE LA SCOLARITE  
Bureau des Enseignements du 3e Cycle

tél. 336.25.25 et 325.12.21

## PERMIS D'IMPRIMER

DOCTORAT : D'ETAT  
THESE DE : SCIENCES NATURELLES

NOM : Mademoiselle BODO  
Prénoms : France  
né le 21 Août 1938 à Paris Dép<sup>t</sup> : de la Seine

1ère THESE : " Développement embryonnaire des Hydroméduses; étude histologique  
et histochimique comparée des stades larvaires.

2e THESE (Propositions faites par l'Université) :



Vu et Approuvé

PARIS, le 27 JUILLET 1971

Le Président

de l'Université de PARIS VI

A handwritten signature in dark ink, appearing to be "A. Bodo".

